Zitteliana	7	31–54	München, 1. Dezember 1981	ISSN 0373-9627

Paläozäne Serpulidae und Spirorbidae (Polychaeta) von den Emperor Seamounts, NW-Pazifik

von

ANDRÉ LOMMERZHEIM*

mit 11 Abbildungen

KURZFASSUNG

Es werden die Serpulidae und Spirorbidae aus dem mittleren Paläozän der Tiefseebohrungen 430 und 433A–C (DSDP Leg 55) im NW-Pazifik beschrieben. Diese Bohrungen schlossen Lagunenablagerungen zweier Atolle auf. Die Auswirkungen der ökologischen Verhältnisse auf die Faunenzusammensetzung werden untersucht. In einer der beiden Lagunen herrschten noch annähernd normal marine Verhältnisse. Ihre Weichgründe boten für die Serpulidae (Serpulinae und Filograninae), die bei der Besiedelung meistens auf harte Substrate angewiesen sind, ungünstige Lebensbedingungen. Im Gegensatz dazu fanden die arten- und individuenreichen Spirorbidae-Faunen, die häufig auch weiche Substrate besiedeln, auf den Algenfloren einen besseren Lebensraum. Wesentlich extremere Umweltverhältnisse herrschten in der zweiten Lagune, die zumindest zeitweise übersalzen war. Serpulidae fehlen fast völlig. Spirorbidae finden sich nur in wenigen Horizonten in fast monotypischen Faunen.

Die armen Faunen von Serpulidae (Filograninae und Serpulinae) sind für eine genaue Bestimmung zu schlecht erhalten. Ein Teil der Stücke gehört vielleicht zu den Gattungen *Pomatoceros* und *Hydroides*. Die Spirorbidenfaunen fallen durch ihren „modernen" Charakter auf. Die meisten Morphospezies sind rezenten Formen sehr ähnlich, so daß sich in einigen Fällen Probleme bei der Abgrenzung ergeben. *Circeis paleocaenicum* n. sp. lehnt sich sehr nahe an das rezente *C. armoricana fragilis* KNIGHT-JONES & KNIGHT-JONES an. *Janua (Dexiospira) quasiacuta* n. sp. wird von der rezenten *J. (D.) preacuta* VINE im wesentlichen auf Grund von Gehäuseunterschieden abgetrennt. *Metalaeospira pileoformis* n. sp. unterscheidet sich von der rezenten *M. tenuis* KNIGHT-JONES hauptsächlich durch die fein gekielten Röhren. *Paralaeospira clavaeformis* n. sp. zeichnet sich durch ihre Rechtswindung und das charakteristische keulenförmige Operculum aus. *Cubiculovinea communis* n. sp. ist die Type-Spezies der neuen Gattung *Cubiculovinea* mit gänzlich verkalktem Brutapparat. Einige isolierte Opercula (*Janua* [*Dexiospira*] cf. *pseudocorrugata* [BUSH]) konnten nicht einwandfrei von rezenten Formen abgegrenzt werden. Von *Circeis* ? sp. (*cingulata*-Wuchsform), *Janua* ? *bilineata* (SCHMIDT) und *Bipygmaeus* sp. sind die Opercula unbekannt.

ABSTRACT

Faunas of Serpulidae and Spirorbidae are described from Middle Paleocene sediments of the deep sea drillings 430 and 433A–C (DSDP Leg 55) in the northwestern Pacific. These drillings exposed deposits of two atoll islands. Effects of ecological conditions are connected with the faunal assemblages. In the first lagoon more or less normal marine conditions are found. The soft sediments offered unfavourable settling conditions for Serpulidae (Serpulinae and Filograninae). Contrary to this, the faunas of Spirorbidae, rich of species and individuals, which also can settle soft substrates, met a better realm on algal floras. Extreme environmental conditions existed in the second lagoon, which was hypersaline, at least temporarily. Serpulidae are almost absent and monotypical faunas of Spirorbidae are only found in some distinct horizons.

* André LOMMERZHEIM, Geologisch-Paläontologisches Institut, Gievenbecker Weg 61, D-4400 Münster.

The poorly preserved faunas of Serpulidae (Filograninae and Serpulinae) cannot be identified with certainty; in part, they probably belong to the genera *Pomatoceros* and *Hydroides*. The faunas of Spirorbidae are striking due to their „modern" features. Nearly all morphospecies have similar recent forms. So definition of the morphospecies is problematic. *Circeis paleocaenicum* n. sp. resembles the Recent *C. armoricana fragilis* KNIGHT-JONES & KNIGHT-JONES. *Janua (Dexiospira) quasiacuta* n. sp. is separated from the Recent *J. (D.) preacuta* VINE mainly because of differences in the tubes. *Metalaeospira pileoformis* n. sp. differs from the Recent *M. tenuis* KNIGHT-JONES mainly by the presence of finely keeled tubes. *Paralaeospira clavaeformis* n. sp. is distinguished by its dextral coiling and the characteristically club-shaped operculum. *Cubiculovinea communis* n. sp. is the type species of the new genus *Cubiculovinea* with a completely calcified brood chamber. Some isolated opercula (*Janua* [*Dexiospira*] cf. *pseudocorrugata* (BUSH]) could not clearly be separated from Recent forms. Opercula are unknown in *Circeis* ? sp. (*cingulata*-growth), *Janua* ? *bilineata* (SCHMIDT) and *Bipygmaeus* sp.

Inhaltsverzeichnis

Kurzfassung 31
Abstract 31
Einleitung 32
Paläoökologie 33
Lagunentyp I, Suiko Seamounts (Bohrungen 433 A–C) 33
Lagunentyp II, Ōjin Seamounts (Bohrung 430) 35
Systematischer Teil 36
Familie: Serpulidae SAVIGNY 36
Unterfamilie: Filograninae RIOJA 36
Unterfamilie: Serpulinae MACLEAY 36
Gattung: *Hydroides* GUNNNERUS 36
Gattung: *Pomatoceros* PHILIPPI 37
Familie: Spirorbidae PILLAI 38
Unterfamilie: Circeinae KNIGHT-JONES 40
Gattung: *Circeis* SAINT-JOSEPH 40
Unterfamilie: Januinae KNIGHT-JONES 42
Gattung: *Janua* SAINT-JOSEPH 42
Gattung: *Cubiculovinea* n. gen. 46
Unterfamilie: Paralaeospirinae KNIGHT-JONES 48
Gattung: *Metalaeospira* PILLAI 48
Gattung: *Paralaeospira* CAULLERY & MESNIL 49
Gattung: *Bipygmaeus* REGENHARDT 51
Schriftenverzeichnis 53

EINLEITUNG

Die Serpuliden und Spirorbiden gehören zu den fossil relativ wenig beachteten Organismengruppen, was einerseits auf die Unscheinbarkeit ihrer Reste, überwiegend jedoch auf die äußerst schwierige Bestimmung der Gattungen und Arten zurückzuführen ist. Hinzu kommt, daß Serpuliden und Spirorbiden reine Faziesfossilien sind, so daß ihnen zwar einige paläoökologische, jedoch z. Z. kaum stratigraphische Bedeutung zukommt. Die paläozänen Vertreter dieser Familien sind bislang nur in sehr geringem Umfang untersucht. Die einzigen etwas intensiver untersuchten Faunen stammen aus dem Danian (= Unterpaläozän) von Nordeuropa (vgl. ODUM 1926, NIELSEN 1931 und REGENHARDT 1961). Opercula sind bislang noch überhaupt nicht aus dem Paläozän beschrieben, so daß sich die Differential-Diagnosen im systematischen Teil dieser Arbeit auch meist nur auf Vergleiche mit rezenten Arten beschränken.

Im nachfolgenden werden die Serpuliden und Spirorbiden aus den Tiefseebohrungen 430 und 433A–C des DSDP Leg 55, Emperor Seamounts im NW-Pazifik beschrieben. Aus rund 100 Proben wurden 86 Schalenfragmente und 11 Opercula von Serpulidae sowie 9051 Röhren und 287 Opercula von Spirorbidae ausgelesen. Sämtliches Material, einschließlich der Typen, wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München (BSP) aufbewahrt. Ein kurzer Überblick über Flora und Fauna sowie die hieraus rekonstruierten stratigraphischen und paläoökologischen Verhältnisse und die genaue Lage der Bohrungen sind bei HAGN, BUTT & MALZ (1980) und MALZ (1981, siehe dieses Heft!) nachzulesen. Die von mir 1980 gegebenen ersten provisorischen Bestimmungen beruhten nur auf einer kurzen Durchsicht des sehr geringen Materials (nur Röhren, die Opercula wurden erst später entdeckt), das mir damals zur

Begutachtung zugeschickt worden war, und werden daher im folgenden gründlich revidiert. Stratigraphisch gehört das gesamte Material ins Mittelpaläozän, und zwar die Bohrung 430 zur Zone der *Globorotalia pseudomenardii* und die geringfügig älteren Sedimente der Bohrungen 433A–C in die Zone der *Globorotalia pusilla pusilla* (vgl. HAGN, BUTT & MALZ, 1980).

Danksagung

Frau Dr. Phyllis KNIGHT-JONES (University College of Swansea, Department of Zoology) sowie den Herren Dr. H. A. TEN HOVE (Laboratorium voor zoölogische oecologie en taxonomie, Rijksuniversiteit, Utrecht) und Dr. H. ZIBROWIUS (Station marine d'Endoume, Marseille) verdanke ich eine Vielzahl von Anregungen und ökologischen Daten rezenter Formen. Darüberhinaus gab mir Frau Dr. KNIGHT-JONES Hinweise zur möglichen systematischen Stellung der fossilen Spirorbiden. Herr Dr. TEN HOVE diskutierte mit mir den ökologischen Teil dieser Arbeit und die Bestimmungen der Serpuliden. Bei meinen Arbeiten im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Münster unterstützte mich Herr Prof. Dr. M. KAEVER durch verschiedene Anregungen und Diskussionen. Herr Dr. W. KNAUFF (Geologisches Landesamt NRW, Krefeld) fertigte versuchsweise SCAN-Fotographien an. Allen genannten Damen und Herren sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

PALÄOÖKOLOGIE

Alle Sedimente wurden von HAGN, BUTT & MALZ (1980) auf Grund fazieller, paläogeographischer und paläontologischer Indizien als lagunäre Ablagerungen in küstenfernen Atollen gedeutet. Einige ökologische Daten konnten inzwischen zusätzlich auf Grund von speziellen Untersuchungen an Foraminiferen, Ostracoden, Bryozoen, Serpuliden und Spirorbiden sowie den Fischen bestätigt werden. Doch können diese faziellen, faunistischen und floristischen Daten der Bohrungen nur ein sehr fragmentarisches Bild von den ehemals in den Lagunen herrschenden ökologischen Verhältnissen vermitteln. Erörterungen der ökologischen Verhältnisse in Lagunen finden sich bei EMERY (1957), KINNE (1963) und WIENS (1962). Danach herrschen in rezenten Lagunen häufig sehr komplizierte ökologische Verhältnisse, die sich örtlich und zeitlich rasch ändern können. Die wichtigsten Faktoren, die in dem Ökosystem Lagune und bei seiner Besiedelung eine Rolle spielen, sind: Größe der Lagune, Umfang des Wasseraustausches mit dem freien Ozean, Intensität der Wasserbewegung, Wassertiefe, Trübe und Sauerstoffgehalt des Wassers, Konsistenz des Lagunenbodens, klimatische und geographische Faktoren, Wassertemperatur sowie ansteigender Salzgehalt bzw. Schwankungen des Salzgehaltes. Im Vergleich zu dem komplizierten Ökosystem und der Ausdehnung einer Lagune erfassen die Bohrungen natürlich nur einen viel zu kleinen Ausschnitt um konkrete und detaillierte Aussagen über die gesamte Lagune zu ermöglichen. Viele der oben erwähnten Faktoren sind für den Geologen und Paläontologen kaum exakt rekonstruierbar und in ihrem Ausmaß und Auswirkungen nicht genau abzuschätzen, was bei der Lektüre und Beurteilung der nachfolgenden Erörterungen berücksichtigt werden muß.

LAGUNENTYP I, SUIKO SEAMOUNTS (BOHRUNGEN 433A–C)

Die Proben dieser Bohrungen zeigen relativ reichhaltige Faunen, die aus Foraminiferen, einzelnen Anthozoen und Hydrozoen, Brachiopoden, häufigen Bryozoen, kleinen Lamellibranchiaten und Gastropoden, Ostracoden, Decapoden, Echinoideen, Asteroideen, Holothuroideen, Serpuliden, häufigen Spirorbiden, vereinzelten Sabelliden und seltenen Fischen bestehen (vgl. HAGN, BUTT & MALZ 1980). Diese Faunenassoziationen deuten auf ein sauberes, sauerstoffreiches Wasser, dessen Salzgehalt trotz der lagunentypischen Schwankungen nur geringfügig vom euhalinen Milieu abgewichen sein kann. Es ist daher anzunehmen, daß die Lagune noch in relativ intensivem Wasseraustausch mit dem freien Ozean stand. In der vertikalen Profilfolge sowie zwischen den einzelnen Bohrungen ergeben sich geringfügige Unterschiede in der Zusammensetzung der Faunenassoziationen, die auf leichte Schwankungen der Ökofaktoren hinweisen. Anzeichen für eine wesentliche Aufheizung des Wassers konnten nicht beobachtet werden, obwohl das Artenspektrum darauf schließen läßt, daß die Wassertiefe in der Lagune (zumindest in den von den Bohrungen erschlossenen Teilen) nur zwischen 5–30 m geschwankt hat. Die Analyse der Faunenzusammensetzung und besonderer morphologischer Merkmale einiger Arten (Wuchsformen, Skulpturen, breite Anwachsflächen bei den Spirorbiden usw.) lassen auf eine tropische bis subtropische Wassertemperatur schließen, wobei jedoch auffällt, daß sich daneben auch einige Formen finden, die bislang im wesentlichen aus kühleren Gewässern bekannt sind. Die Schalen- und Skulpturentwicklung einiger Faunenelemente (z. B. der Ostracoden) deutet darauf hin, daß das Energieniveau des wohl durchweg gut durchlüfteten Wassers bei mäßig bis stark gelegen hat. Auf eine gute Durchlichtung des Was-

sers deuten die reichen Floren, die sich aus Kalkalgen der Rhodophycophyta und Chlorophycophyta sowie weiteren unverkalkten Algen, die durch Immuration nachgewiesen wurden, zusammensetzen. Da die Lagune offensichtlich über einen substratarmen Sandgrund verfügte, ist die Flora auch als Substrat für verschiedene Benthos (vor allem Bryozoen und Spirorbiden) wichtig. Bezüglich weiterer detaillierter Ausführungen sei auf HAGN, BUTT & MALZ (1980) und MALZ (1981) verwiesen.

Die Zusammensetzung der individuen- wie artenarmen Serpulidenfauna konnte auf Grund der unzureichenden Erhaltung des Materials nur unvollständig rekonstruiert werden und ist daher wenig aussagekräftig. Ob Filograninae auftreten ist noch fraglich, doch aus ökologischen Gründen nicht ausgeschlossen. Die Vertreter der Serpulinae sind überwiegend in die Verwandtschaft der Gattungen *Hydroides* und *Pomatoceros* zu stellen. Beide Gattungen sind rezent fast weltweit verbreitet und z. T. ökologisch recht anpassungsfähig. Sie finden sich in kühlen wie auch in tropischen Gewässern und einige Spezialisten dringen sowohl in brackische wie auch hypersalinare Lagunen vor. So wurden selbst in einer Lagune mit einer Wassertemperatur von 33.5°C und einem Salzgehalt von 39.6$^0/_{00}$ noch große Kolonien mit lebenden *Hydroides* beobachtet. Unter den nicht sicher bestimmbaren Röhrenresten befinden sich auch einige Stücke, die eventuell in die Verwandtschaft von *Ficopomatus* gestellt werden können. Diese Gattung ist rezent für ihr stark euryökes Verhalten bekannt und ist eine charakteristische Form aus brackischen bis hypersalinaren Extrembiotopen. Vertreter von *Ficopomatus* vertragen Salzgehalte von bis zu 55$^0/_{00}$. Die Seltenheit der Serpuliden ist im vorliegenden Fall auf den weichen Sandgrund der Lagune zurückzuführen. Serpuliden sind bei ihrer Ausbreitung ganz überwiegend auf feste Substrate angewiesen. Das Auftreten von Verwandten der Gattungen *Hydroides* und *Pomatoceros* paßt gut in dieses Bild, da beide Gattungen zu den wenigen Vertretern dieser Familie gehören, die gelegentlich auch weiche Substrate besiedeln.

Relativ arten- und sehr individuenreich ist die Spirorbidenfauna, die sich aus folgenden Arten zusammensetzt:

Janua (Dexiospira) quasiacuta n. sp.
Janua (Dexiospira) cf. *pseudocorrugata* (BUSH 1904)
Janua (?) *bilineata* (SCHMIDT 1951)
Cubiculovinea communis n. gen. n. sp.
Circeis paleocaenicum n. sp.
Circeis (?) sp. *(cingulata* [NIELSEN 1931] – Wuchsform)
Paralaeospira clavaeformis n. sp.
,,*Bipygmaeus*" sp.

Allein die beiden häufigsten Arten *Janua (Dexiospira) quasiacuta* und *Cubiculovinea communis* stellen 75% aller Individuen! Aus zoologischer Sicht mutet die Zusammensetzung der Fauna recht eigentümlich an, da es sich um ein Gemisch von typischen Warm- und Kaltwasserformen handelt.

So ist *Janua* heute eine charakteristische Gattung warmer Gewässer. Die der fossilen *J. (D.) quasiacuta* sehr ähnliche *J. (D.) preacuta* VINE 1972a ist rezent auf tropische bis warm-gemäßigte Gewässer beschränkt und findet sich vom Atlantik über den Indischen Ozean bis in den Pazifik. Auch die *J. (D.) pseudocorrugata* (BUSH), die ebenfalls ein fossiles Pendant hat, ist nur in den tropischen bis warm-gemäßigten Gewässern von Atlantik, Mittelmeer, Indischem Ozean und Pazifik verbreitet. Diese Art ist für ihr ausgeprägt euryökes Verhalten und Vordringen in Lagunen bekannt. Die *J. (D.) natalensis* KNIGHT-JONES, die ihr fossiles Gegenstück vermutlich in der *J.* (?) *bilineata* hat, ist bislang nur aus kühleren bis warm-gemäßigten Gewässern vor der südafrikanischen Küste bekannt.

Die Gattung *Cubiculovinea* ist bislang nur fossil nachgewiesen und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen und ökologischen Ansprüche sind noch weitgehend unklar.

Paralaeospira ist heute eine fast rein subantarktische Gattung; lediglich *P. malardi* findet sich im NE-Atlantik. Die ökologischen Ansprüche der einzelnen Arten sind recht verschieden. Sie finden sich sowohl in kalten antarktischen wie auch in warm-gemäßigten Gewässern. Fast alle Arten sind stenök.

Circeis ist das zoogeographische Gegenstück zu *Paralaeospira* und findet sich überwiegend in der holarktischen Region. Das rezente *C. armoricana* SAINT-JOSEPH, dessen fossiles Pendant das *C. paleocaenicum* ist, findet sich vorwiegend im N-Atlantik, dringt aber auch bis in den N-Pazifik vor. Die Art ist leicht euryök und in kühleren bis warm-gemäßigten Gewässern verbreitet.

Die fossile ,,Gattung" *Bipygmaeus* ist in Mittel- und Nordeuropa in den Ablagerungen aus tropischen bis subtropischen Klimaperioden häufig und weit verbreitet. Nach den bisherigen Erfahrungen sind die Vertreter von *Bipygmaeus* als stenök anzusehen.

Rezent liegen die einzigen Gewässer, in denen die Gattungen *Janua, Circeis* und *Paralaeospira* gemeinsam auftreten, im NE-Atlantik. Diese Vorkommen lassen sich jedoch weder ökologisch noch vom Artenbestand her mit dem hier untersuchten Vorkommen vergleichen. Hier zeigt sich deutlich die Problematik des Versuchs von dem ökologischen Verhalten rezenter Biospezies auf das scheinbar nahestehender fossiler Morphospezies zurückzuschließen. Als Erklärung für die auf den ersten Blick ungewöhnliche Faunenzusammensetzung bietet sich die Hypothese an, daß sich die ökologischen Ansprüche der einzelnen Gattungen im Laufe ihrer Phylogenese geändert haben. So erscheint es durchaus möglich, daß die Gattungen *Circeis* und *Paralaeospira* ursprünglich weltweit verbreitet waren und erst später auf Grund des harten Konkurrenzkampfes mit typischen Warmwasserbewohnern, wie z. B. *Janua*, in kühlere Regionen ausgewichen sind.

Die auffallende Dominanz und das massenhafte Auftreten der Spirorbiden in der hier untersuchten Lagune ist anscheinend im wesentlichen darauf zurückzuführen, daß

die Lagune sehr arm an festen Substraten war, jedoch intensiv von verschiedenen Algen besiedelt wurde. Knight-Jones (1951), E. W. Knight-Jones & Moyse (1961), E. W. Knight-Jones, Bailey & Isaac (1971) und E. W. Knight-Jones, P. Knight-Jones & Al-Ogily (1975) haben das häufig gesellige Auftreten von Spirorbiden in großen Ansammlungen untersucht und führen dieses Verhalten u. a. auf die Fähigkeit der Larven auf chemische Stimuli zu reagieren zurück. Viele Arten zeigen eine genetisch begründete Vorliebe für bestimmte Algen. Williams (1964) und Gee (1965) wiesen nach, daß gewisse Algenextrakte die gesellige Besiedelung durch Spirorbiden stimulieren können. Anscheinend fanden die Spirorbiden auf der reichen Algenflora in unserer Lagune also günstige Lebensverhältnisse vor, die zu der weiten Ausbreitung und dichten Besiedelung beitrugen. Ein weiterer Grund für das lokal gehäufte Auftreten ist in der Tatsache zu sehen, daß die Larven der Spirorbiden kein oder nur ein kurzes pelagisches Stadium haben. Dies führt dazu, daß die Gehäuse mehrerer Generationen dicht neben- und übereinanderwachsen. Derartige knollenförmige Anhäufungen konnten auch unter dem fossilen Material gelegentlich beobachtet werden.

Auffallend ist, daß die gesamte Spirorbiden-Fauna nur aus rechts gewundenen Arten besteht. Besondere Schlüsse lassen sich daraus nach dem bisherigen Kenntnisstand jedoch nicht herleiten. Peristome, die ein unterbrochenes Wachstum unter ungünstigen Lebensbedingungen anzeigen, finden sich in einigen Populationen. Die engere Fortsetzung der Röhren ist dabei auf den reduzierten Umfang des Wurmes zurückzuführen.

LAGUNENTYP II, ŌJIN SEAMOUNTS (BOHRUNG 430)

Die an den Ōjin Seamounts angetroffenen Verhältnisse unterscheiden sich stark von den an den Suiko Seamounts beobachteten. So ist die Fauna erheblich arten- und indiviuenärmer. An Faunenelementen konnten Foraminiferen, Serpuliden und Spirorbiden, Bryozoen, Brachiopoden, Lamellibranchiaten, Gastropoden und Ostracoden beobachtet werden. Vom Liegenden zum Hangenden verringert sich das Arten- und Individuenspektrum auffällig. Im oberen Teil des Schichtenstoßes zeigen viele Faunenelemente einen ausgeprägten Zwergwuchs. Dieses Indiz läßt zusammen mit dem Auftreten von Gipskristallen auf einen ansteigenden Salzgehalt des Mediums schließen (Hagn, Butt & Malz 1980). Vergleichbares ist heute in warmen Breiten in Lagunen zu beobachten, deren Wasseraustausch mit dem Ozean eingeschränkt ist. Ähnlich wie in den Suiko Seamounts sind auch hier, unabhängig von der allgemeinen Tendenz zur Faunenverarmung zum Hangenden, Unterschiede in der Faunenzusammensetzung zu beobachten, die auf die hier wohl besonders instabilen Umweltbedingungen zurückzuführen sind. Die Wassertiefe dürfte 30 m nicht überschritten haben. Die Wassertemperatur dürfte ähnlich wie in den Suiko Seamounts tropisch bis subtropisch gewesen sein, so daß auch hier eine extreme Aufheizung des Gewässers wohl nicht stattgefunden hat. Die zumindest zeit- und stellenweise relativ reiche Flora deutet auf eine gute Durchlichtung des Wassers und spielt angesichts des substratarmen Weichgrundes der Lagune als Substrat für verschiedene Benthos eine wichtige Rolle.

Die Serpuliden- und Spirorbidenfaunen beschränken sich im wesentlichen auf den tieferen Teil der Lagunenablagerungen. Aus den höheren Schichten liegen nur Einzelfunde vor. Lediglich in den tiefsten Schichten der Bohrung fand sich ein einzelner Röhrenrest vom *Glomerula*-Typ, der vielleicht den Filograninae zugeordnet werden kann. Auch die Serpulinae sind recht selten und finden sich nur an zwei Stellen im Profil – im unteren und mittleren Teil. Es handelt sich im wesentlichen um Vertreter von *Pomatoceros* ? sp., auf deren euryökes Verhalten bereits hingewiesen wurde. Die zwei weiteren Röhrenreste von Serpulinae sind generisch nicht sicher bestimmbar.

Erheblich individuenreicher, doch ebenfalls extrem artenarm ist die Spirorbidenfauna. Im tieferen Teil der Schichtenfolge, der noch relativ individuenreiche Faunen lieferte, finden sich monotypische Faunen mit der einzigen Art *Metalaeospira pileoformis*. Monotypische Faunen werden im allgemeinen als Indikatoren für extreme Umweltbedingungen angesehen. Im vorliegenden Fall konnte dieser Schluß auch durch die Analyse der anderen Faunenelemente verifiziert werden (s. o.). Auffällig ist nicht nur das Auftreten eines Vertreters der Gattung *Metalaeospira* in diesen Breiten und in einer Lagune mit tropischem bis subtropischen Wasser, sondern darüber hinaus, daß die Art in solch ein ökologisch instabiles Biotop eindringt und hier das beherrschende Faunenelement wird. Die rezenten *Metalaeospira*-Arten sind alle auf subantarktische Bereiche beschränkt und zeigen durchweg ein stenökes Verhalten. Diese auffällige Diskrepanz zwischen neozoologischen und paläozoologischen Befunden läßt auf eine Änderung der geographischen Verbreitungsräume und ökologischen Ansprüche im Laufe der Phylogenese schließen. Die Häufigkeit der *Metalaeospira pileoformis* vor allem in den tiefen Schichten der Bohrung 430 deutet auf ein ausgeprägt euryökes Verhalten. Zum Hangenden hin wird diese Art immer seltener und findet sich in den höchsten Schichten nur noch als Einzelfunde. Im höheren Teil der Profilfolge konnten neben *Metalaeospira* auch vereinzelte Stücke von *Janua* sp. (aff. *quasiacuta* ?) beobachtet werden. Wie schon erwähnt, sind einige rezente *Janua*-Arten für ihre ökologische Anpassungsfähigkeit und ihr Auftreten in Lagunen bekannt.

Die auffällige Dominanz der Spirorbiden auch in diesen Lagunenablagerungen ist vermutlich wiederum auf die Armut der Lagune an festen Substraten und den Reichtum an Algen zurückzuführen. Beim Vordringen in Extrembiotope verschafft den Spirorbiden außer ihrer Neigung

auf Algen zu siedeln auch ihre geringe Größe häufig einen Vorteil, da sie ihnen erst die Besiedelung von Kiesgeröllen, flachen Mulden im Fels oder Grübchen an Algen ermöglicht. Ein weiteres morphologisches Merkmal, das hohe Verhältnis von Oberfläche zu Volumen, erleichtert es ihnen ebenfalls unter extremen Bedingungen zu überleben. Im Prinzip wird das Wachstum von Serpuliden und Spirorbiden jedoch von ökologischem Streß in gleichem Umfang beeinflußt, wobei sie allerdings auf einzelne Faktoren unterschiedlich reagieren. In rezenten Lagunen und ähnlichen Extrembiotopen ist keine prinzipielle Dominanz der Spirorbiden gegenüber den Serpuliden zu beobachten.

SYSTEMATISCHER TEIL

Klasse: Polychaeta GRUBE 1850

Ordnung: Sedentaria LAMARCK 1818

Unterordnung: Serpulimorpha HATSCHEK 1893

Familie: Serpulidae SAVIGNY 1818

Bemerkungen: Die Bestimmung fossiler Serpuliden stellt den Paläontologen nach wie vor vor große Probleme. Zoologen und Paläontologen gehen die Probleme einer „natürlichen" Systematik von zwei verschiedenen Seiten an. Während der Zoologe seine Systematik vor allem am Bau des Weichkörpers und des Operculums orientiert, kann der Paläontologe seine Systematik nur nach den fossil erhaltungsfähigen Röhren und ihren Merkmalen sowie seltenen Opercula ausrichten. Es ist unzweifelhaft, daß Hart- und Weichteilcharakteristika ziemlich ungleichwertig sind. Die Röhren können innerhalb einer Art stark variieren oder auch bei verschiedenen Gattungen gleich ausgebildet sein. In neuerer Zeit hat sich jedoch bei zoologischen Untersuchungen gezeigt, daß es eine ganze Anzahl rezenter Gattungen gibt, die über einen durchaus charakteristischen und taxonomisch bedeutsamen Röhrenbauplan verfügen (z. B. *Neomicrorbis*, *Vitreotubus*, *Filogranula*, *Vermiliopsis*, *Pseudovermilia* usw.). Von besonderer taxonomischer Bedeutung sind für den Paläontologen die seltenen kalkigen Opercula (vgl. CUPEDO 1980a, b).

In meiner letzten Arbeit (LOMMERZHEIM 1979) habe ich versucht, die taxonomische Stellung fossiler Röhren über einen direkten Vergleich mit umfangreichem rezenten Material zu rekonstruieren. Dieses Vorgehen ist jedoch vor allem unter den Zoologen nicht unumstritten. Überträgt man die an rezenten Formen gewonnenen Erkenntnisse in vollem Umfang und mit allen Konsequenzen auf die fossilen Formen, so wären nur sehr wenige fossile Serpuliden auch nur halbwegs sicher zu bestimmen. Hier gilt es einen Kompromiß zu finden. Es zeigt sich eine breite Kluft zwischen den in der Neozoologie beschriebenen Biospezies und den in der Paläozoologie beschriebenen Morphospezies und es ist im Moment noch nicht recht abzusehen, wie dieses Dilemma am besten zu überwinden ist. Mein noch vor kurzem geäußerter Optimismus (LOMMERZHEIM 1979) bezüglich der taxonomischen Aussagekraft der Feinstrukturen der Serpulidenschale, hat sich nur als bedingt gerechtfertigt erwiesen. Zum einen sind diese Strukturen einfach zu wenig differenziert um genauere taxonomische Zuordnungen, etwa auf Gattungsebene, zu ermöglichen und zum anderen werden sie doch in wesentlich stärkerem Umfang durch Umwelteinflüsse modifziert als ursprünglich angenommen. Die Kritik vieler Neozoologen an den Bestimmungen der Paläozoologen ist daher nur zu verständlich und meist gerechtfertigt, doch wäre es genauso falsch auf eine Bestimmung der fossilen Arten völlig zu verzichten. Man muß sich eben nur darüber im klaren sein, daß viele der fossilen „Arten" lediglich Gruppen von ähnlichen Röhrentypen umfassen, die mit den tatsächlichen Biospezies nichts zu tun haben müssen.

Unterfamilie: Filograninae RIOJA 1923

Bemerkungen: Es liegen vereinzelte fast glatte, runde, ± dickschalige Röhren vor, die man je nach Durchmesser in die Verwandtschaft der Gattungen *Glomerula* NIELSEN und *Protula* RISSO stellen könnte, doch sind die extrem merkmalsarmen und nur mäßig erhaltenen Röhren nicht mit hinreichender Sicherheit bestimmbar. Selbst ihre Zuordnung zu den Filograninae ist noch nicht gesichert.

Vorkommen: Verstreut in den Bohrungen 433A–C, ganz vereinzelt in den tiefsten Schichten der Bohrung 430.

Unterfamilie: Serpulinae MACLEAY 1840

Gattung: *Hydroides* GUNNERUS 1768

Typ-Spezies: *Hydroides norvegica* GUNNERUS 1768

Hydroides ? sp.

Beschreibung: Die Röhre ist zunächst fixiert und richtet sich später steil vom Substrat auf. Oberfläche mit feinen Zuwachsstreifen und 3 deutlichen Rückenkielen. Querschnitt quadrangular. 2 Röhren der Länge nach miteinander verwachsen. Röhrenquerschnitt 1,2 mm.

Material: 1 kleiner Röhrenrest

Substrat: Vermutlich Algen. *Hydroides* gehört zu den wenigen Vertretern der Serpulinae, die selten auch Algen als Substrat besiedeln (frdl. briefl. Mitt. TEN HOVE).

Stratigraphie: mittleres Paläozän

Vorkommen: höhere Schichten der Bohrung 433B

Gattung: *Pomatoceros* PHILIPPI 1844
Typ-Spezies: *Serpula triquetra* LINNE 1758
Pomatoceros ? sp.
Abb. 1a, b

Beschreibung: Das Operculum wird von einer flachen Kalkscheibe mit einem kleinen, ± zentral gelegenen, konischen Vorsprung abgeschlossen. Unterseite leicht konkav eingesenkt. Durchmesser: 0,69–1,23 mm. Röhren überwiegend fixiert und unregelmäßig gewunden. Röhrenquerschnitt triangular und mit scharfen Kanten. Schalenoberfläche bis auf schwache Zuwachsstreifen glatt. Röhrendurchmesser: 0,98–1,50 mm.

Material: 64 zum größten Teil sehr schlecht erhaltene Röhren und 11 Opercula. In einigen Fällen hat man den Eindruck, daß die Röhren von Crustaceen oder Fischen aufgebrochen worden sind.

Substrat: Vermutlich Algen, selten auch Muschelreste und Kalkalgen. Auch *Pomatoceros* gehört zu den wenigen Serpulinae, die auch weiche Substrate, wie z. B. Algen, selten besiedeln.

Bemerkungen: Obwohl von der oben beschriebenen Art sowohl die Opercula wie auch die Röhren bekannt sind, ist im Moment nicht einmal eine eindeutige generische Zuordnung möglich. Das liegt daran, daß weder die Röhren noch die Opercula besonders charakteristisch sind. Recht ähnliche Röhren und Opercula finden sich bei einer ganzen Fülle verschiedener rezenter Gattungen. Zum Vergleich mit dem taxonomisch besonders wichtigen Operculum bieten sich folgende rezente Gattungen an: *Omphalopomopsis*, ,,*Vermiliopsis*", *Pomatoceros*, *Spirobranchus* und *Pomatoleios*.

Das Operculum von *Omphalopomopsis langerhansi* (MARENZELLER 1844) wird nach ZIBROWIUS (1972a, S. 122 und 1973, S. 59) von einer leicht konvexen Kalkscheibe abgeschlossen, die jedoch im Vergleich zu den fossilen Opercula noch dünner und zarter ist und keine Auswüchse zeigt. Deutliche Unterschiede ergeben sich hinsichtlich des Röhrentyps: triangulare Röhren sind von *Omphalopomopsis* unbekannt. Die zoogeographische Verbreitung von *Omphalopomopsis* überschneidet sich mit dem Vorkommen der fossilen Art, doch ist *Omphalopomopsis* bislang nur aus bathyalen Gewässern bekannt. Zusammenfassend erscheint eine Zugehörigkeit der fossilen Art zu dieser Gattung wenig wahrscheinlich.

,,*Vermiliopsis*" *eliasoni* ZIBROWIUS (1970a, S. 121, Fig. 1a, b) und ,,*Vermiliopsis*" *glacialis* MONRO (vgl. HARTMAN 1966, S. 133, Taf. XLV, Fig. 2), deren generische Stellung noch unklar ist, zeigen eine sehr dünne, hohle Operculumkappe mit einem kleinen Vorsprung, die den etwas dickeren Opercula der fossilen Art sehr nahe kommen. Beide Arten zeigen jedoch im Gegensatz zur fossilen Form Röhrentypen mit mehreren Längskielen. Auch zoogeographisch und ökologisch ergeben sich keine Übereinstimmungen: ,,*V.*" *eliasoni* wurde von ZIBROWIUS (1970a, S. 117) aus dem E-Atlantik zwischen Madeira und der S-Küste Portugals (,,Banc Joséphine") beschrieben, wo sie in einer Wassertiefe von ca. 225 m siedelt. ,,*V.*" *glacialis* ist eine in antarktischen Gewässern beheimatete Art. Nach MONRO (1939, S. 151) und HARTMAN (1966, S. 133) liegen die Vorkommen dieser Art in Wassertiefen unterhalb von 500 m. Daher erscheint auch eine Verwandtschaft der fossilen Form mit diesen beiden rezenten Arten wenig wahrscheinlich.

Die heute fast weltweit verbreiteten Gattungen *Spirobranchus* und *Pomatoceros* sind an Hand von Hartteilcharakteristika nicht sicher zu unterscheiden. Bei beiden Gattungen treten Röhren- und Operculumtypen auf, die völlig denen der fossilen Art entsprechen. Diese Opercula sind dicker und massiver als die von *Omphalopomopsis* und ,,*Vermiliopsis*". Abgebildet wurden derartige Opercula z. B. von *Spirobranchus polycerus* SCHMARDA (TEN HOVE 1970, Fig. 121), *Sp. polytrema* PHILIPPI (DEW 1959, Fig. 15A, B; RIOJA 1931, Taf. 141, Fig. 6), *Sp. eitzeni* AUGENER (ZIBROWIUS 1973, Fig. 6), *Sp. lima* (GRUBE) (ZIBROWIUS 1968, Taf. 6, Fig. 29–32, Taf. 7, Fig. 1), *Pomatoceros minutus* RIOJA (ZIBROWIUS 1970b, Taf. 3, Fig. 13, 14) und *P. terraenovae* BENHAM (DEW 1959, Fig. 13B).

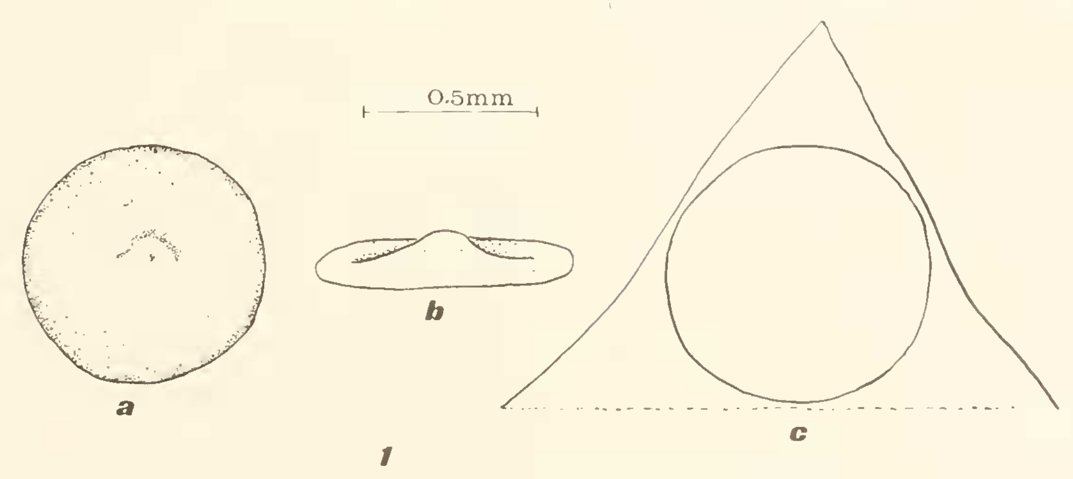


Abb. 1. *Pomatoceros* ? sp. a, b. Operculum, c. Röhrenquerschnitt

Daneben findet sich dieser Operculumtyp auch als zufällige Varietät bei weiteren Arten von *Spirobranchus*, *Pomatoceros* und *Pomatoleios* (frdl. briefl. Mitt. TEN HOVE). Obwohl dieser Operculumtyp arten- und individuenmäßig bei *Spirobranchus* am häufigsten zu beobachten ist, erscheint aus ökologischen Gründen eine Zuordnung der fossilen Form zu *Pomatoceros* am wahrscheinlichsten. Verschiedene rezente Vertreter dieser Gattung zeigen ein ausgeprägt euryökes Verhalten und dringen auch in Lagunen ein. Bei *Spirobranchus* und *Pomatoleios* ist ein derartiges Verhalten kaum zu beobachten, jedoch nicht auszuschließen (frdl. briefl. Mitt. TEN HOVE). Das bislang einzige fossile Operculum, das mit den paläozänen Opercula vergleichbar ist, habe ich vor kurzem (LOMMERZHEIM 1979, S. 153, Abb. 5) aus dem Cenoman beschrieben. Diese geologisch erheblich ältere Form ist weder von den paläozänen noch von den entsprechenden rezenten Formen eindeutig zu unterscheiden.

Stratigraphie: mittleres Mittelpaläozän

Vorkommen: Verstreut in den Bohrungen 433A–C, vereinzelt in den mittleren Schichten der Bohrung 430.

Genera indet.

Neben den beiden oben beschriebenen Röhrentypen liegen noch einige schlecht erhaltene Röhren mit eventuell pathologisch bedingten Durchbrüchen in den Röhrenwandungen und einer Skulptierung, die an Tuben des *Ficopomatus*-Formenkreises erinnern, vor. Einige weitere ± glatte, runde Röhren sind auf Grund ihrer extremen Merkmalsarmut unbestimmbar.

Vorkommen: Selten in den Bohrungen 433A–C und ganz vereinzelt in der Bohrung 430.

Familie: Spirorbidae PILLAI 1970

Bemerkungen: Die Systematik der Spirorbiden hat in den letzten Jahrzehnten durch die Intensivierung der Forschungstätigkeit eine explosionsartige Entwicklung durchgemacht. Noch bis zum Ende der 60er Jahre wurden die Spirorbiden als Unterfamilie zu den Serpulidae gestellt und alle Arten der „Großgattung" *Spirorbis* zugeordnet, die in mehrere Untergattungen unterteilt wurde. Zu Beginn der 70er Jahre setzt sich mit rasch anwachsender Kenntnis der morphologischen und phylogenetischen Zusammenhänge eine Aufgliederung der Spirorbiden in verschiedene Gattungen durch. Eine wichtige Rolle spielen bei dieser Entwicklung die Arbeiten von BAILEY (1969b) und PILLAI (1970). PILLAI (1970) geht noch einen Schritt weiter indem er die bisherige Unterfamilie als eigenständige Familie betrachtet. Diesem Schritt folgen die meisten Zoologen erst nach langem Zögern und ausgiebiger Diskussion (BAILEY-BROCK & P. KNIGHT-JONES 1977, P. KNIGHT-JONES & E. W. KNIGHT-JONES 1977, P. KNIGHT-JONES 1978, P. KNIGHT-JONES & FORDY 1979 sowie P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & DALES 1979). Nach diesen neuesten Untersuchungen beruht die Abgrenzung gegen die Serpulidae im wesentlichen auf der Asymmetrie des Körpers, den regelmäßig aufgerollten Röhren, der geringen Anzahl von 3–5 rudimentären Thoraxsegmenten sowie Merkmalen der Brutpflege und Embryologie. Aus paläontologischer Sicht ergeben sich noch zwei weitere Kriterien, die für eine Abtrennung der Spirorbiden als eigene Familie sprechen: die Phylogenie und das geologische Alter. Beiden Kriterien wird vor allem von HENNIG (1950) beträchtlicher Wert für die moderne Systematik zuerkannt. Die Spirorbidae sind eine sehr alte Gruppe, die mindestens seit dem Ordovizium bekannt ist und seitdem eine lange eigenständige Entwicklung durchgemacht hat. Ob Serpulidae und Spirorbidae gemeinsame Vorfahren hatten oder ob die Spirorbidae einen frühen Seitenzweig der Serpulidae bilden, ist noch unklar. Daß sich Serpulidae und Spirorbidae trotz ihrer frühzeitigen Abtrennung auch heute noch so nahe stehen, spricht für eine langsame und über weite Strecken konvergente Evolution.

Eine heftige Diskussion löste das Vorgehen von P. KNIGHT-JONES (1978ff.) aus, die die Spirorbidae in 6 Unterfamilien aufteilte. Die Vor- und Nachteile einer derart feinen Aufsplitterung können und sollen an dieser Stelle nicht diskutiert werden. Man wird abwarten müssen inwieweit sich dieses Vorgehen in der Praxis bewehrt und durchsetzen kann. Eine Zuordnung fossiler Morphospezies zu einer dieser Unterfamilien, deren Abgrenzung nur auf Weichteilcharakteristika beruht, ist nur dann möglich, wenn sie einer rezenten Gattung zugeordnet werden können. Im folgenden war das angesichts des reichen Materials an Opercula möglich, doch wird man beim Vordringen in ältere geologische Formationen auf immer größere Schwierigkeiten stoßen.

Für die Abgrenzung der ca. 14 rezent bekannten Gattungen und ca. 110 Arten werden von den Neozoologen die Weichteilcharakteristika, die Art der Brutpflege und Merkmale der Embryologie, die Gestalt der Opercula und einige Röhrenmerkmale herangezogen. Für den Paläozoologen ergeben sich Anknüpfpunkte an die rezente Systematik nur durch die Röhrenmerkmale und die Opercula. Der Röhrenbauplan ist bei rezenten Spirorbiden häufig arttypisch, doch nur in ganz wenigen Fällen auch gattungstypisch (z. B. bei *Protolaeospira)*. Der Windungssinn der Röhre wurde lange Zeit als ein gattungstypisches Merkmal angesehen, doch kommt man in neuerer Zeit mehr und mehr wieder davon ab, da immer häufiger Gattungen, die ursprünglich als ausschließlich rechts gewunden angesehen wurden, auf Grund der Weichteilcharakteristika nun auch linksgewundene Arten zugeordnet werden müssen und umgekehrt. Im Prinzip läßt sich vieles, was ich bei den Serpuliden an Schwierigkeiten bei der Bestimmung angeführt habe, auch auf die Spirorbiden übertragen. Doch trifft man hier in sofern auf ungleich günstigere Verhältnisse, als fast alle Spirorbiden über kalkige

Opercula verfügen, die sich fossil erhalten. Das Operculum ist auch in der rezenten Systematik von beträchtlicher Bedeutung und erlaubt normalerweise eine sichere generische Zuordnung. Auch eine Artbestimmung ist meistens, jedoch nicht immer, eindeutig an Hand des Operculums möglich. Vor allem warmwasserbewohnende Formen, wie z. B. viele *Janua*-Arten, zeigen häufig eine recht variable Operculumgestalt, die eine einwandfreie Artbestimmung erschwert. Hier kommt man zu genaueren Bestimmungen, wenn man die Röhrenmorphologie mit zu Beurteilung heranzieht. Das Operculum ermöglicht bei einigen Gattungen auch Rückschlüsse auf die Art der Brutpflege und erschließt dem Paläozoologen damit ein weiteres systematisch bedeutsames Merkmal. Die Brutapparate sind zwar meistens sehr dünnschalig und empfindlich, doch zumindest in einigen Fällen durchaus erhaltungsfähig (*Cubiculovinea*, S. 46).

Im folgenden ergaben sich Probleme bei der Abgrenzung der Morphospezies dadurch, daß einige der über 65 Millionen Jahre alten Opercula kaum von Opercula rezenter Arten zu unterscheiden sind. Seit geraumer Zeit findet unter den Zoologen eine kritische Diskussion über die Evolutionsmechanismen und -abläufe und ihre Bedeutung für eine ,,natürliche" Systematik statt, die noch keineswegs abgeschlossen ist, doch schon einige wichtige Arbeitsmethoden und -hypothesen geliefert hat (Sewertzoff 1931, Hennig 1950, Simpson 1961, Mayr 1963, 1969, Eichler 1978 u. v. a. m.), die für den Paläozoologen von großer Bedeutung sind. So bieten sich als Erklärung für die obige Beobachtung mindestens 2 gleichwertige Hypothesen an: 1. die Gattung oder Art zeigt eine sehr langsame Evolution oder 2. fossile und rezente Formen zeigen eine konvergente Evolution. Da die Systematik und Taxonomie der Spirorbidae in der Neozoologie und Paläozoologie zwangsläufig erhaltungsbedingt nur relativ wenig Berührungspunkte kennt und daher andere Prioritäten setzt und sich auch für die Zukunft keine Möglichkeit abzeichnet, die in der rezenten Systematik so wichtigen Weichteilcharakteristika auch dem Paläozoologen in irgendeiner Form zu erschließen, tut man sich ziemlich schwer, die eine oder andere dieser Hypothesen zu verifizieren. Möglicherweise lassen auch die im folgenden nachgewiesenen, z. T. neuen Verbreitungsräume und ökologischen Verhaltensweisen verschiedener Gattungen und Arten neue Schlüsse auf die Evolution dieser Gruppe zu. Die Abwanderung der Gattungen *Paralaeospira* und *Circeis* in kühlere Gewässer der Süd- bzw. Nordhalbkugel ist eventuell auf den harten Konkurrenzkampf mit Warmwassergattungen zurückzuführen. Eine detaillierte Erläuterung dieser Fragen kann jedoch nur an anderer Stelle in größerem Zusammenhang erfolgen. Es sei hier nur noch darauf hingewiesen, daß recht ähnliche Konvergenzen der Opercula zwischen rezenten und fossilen Formen auch bei den Serpulidae gelegentlich beobachtet werden können, so z. B. bei *Neomicrorbis* (Zibrowius 1972b) und *Sclerostyla* (Ten Hove 1973 und Cupedo 1980b).

Vorbemerkungen zu Material und Methodik: Im Gegensatz zu den sehr seltenen Serpuliden liegen mir von den Spirorbiden 9051 Röhren und 287 Opercula zur Untersuchung vor. Ein Teil dieses Materials ist nur mäßig erhalten – leicht abgerollt, von puderartig feinen Kalzitkristallen überzogen, durch eingedrückte Sedimentteilchen entstellt oder von Kalkalgen oder Bryozoen überkrustet. Dieser Mangel wird durch den Umfang des untersuchten Materials jedoch weitgehend ausgeglichen, da von den meisten Arten noch mindestens 100 gut erhaltene Exemplare in verschiedenen ontogenetischen Stadien vorliegen. Auch Aussagen zur Variationsbreite sind fast immer möglich. Da die Opercula, wie schon erwähnt, systematisch und taxonomisch von großer Bedeutung sind, bildet das relativ reiche Operculamaterial auch Grundlage und Schwerpunkt bei den folgenden Beschreibungen der meisten Arten. Eine Schwierigkeit ergibt sich bei der Bestimmung dadurch, daß sich Röhren und Opercula meist nur noch isoliert voneinander in den Proben finden. So beinhaltet mein umfangreiches Material lediglich 7 Röhren mit Opercula in situ. Selbst rezenten Spirorbiden fehlt häufig das Operculum, da sie eine große Anzahl natürlicher Feinde haben und viele Tiere ihre Opercula schon zu Lebzeiten durch den vergeblichen Angriff eines Räubers verlieren (E. W. Knight-Jones, P. Knight-Jones & Bregazzi 1973, S. 14). Kleine Fische haben häufig eine große Anzahl Opercula von gefressenen Serpuliden und Spirorbiden im Magen. Aus diesem Grund ist auch nur für 3 der im nachfolgenden beschriebenen Arten die Zusammengehörigkeit von Röhren und Opercula eindeutig geklärt. Als präparatorisch recht schwierig erwies sich die Trennung von Röhren und Opercula, da die Röhren, bei denen die Opercula noch in situ in der Mündung sitzen, fast immer sekundär mit Kalzitkristallen völlig ausgefüllt sind. Obwohl verschiedene Methoden (mechanische, chemische und Ultraschallpräparation) ausprobiert wurden, ließ es sich nicht vermeiden, daß dabei sowohl die Opercula wie auch die Röhren in Mitleidenschaft gezogen wurden. Daher wurden diese Stücke im folgenden auch nicht als Holotypen gewählt, sondern auf die besser erhaltenen isolierten Opercula zurückgegriffen. Zur Darstellung hat sich bei Opercula und Röhren die zeichnerische, leicht idealisierte Abbildung, bei der die sich aus der Erhaltung ergebenden Merkmale (aufsitzende Kalzitkristalle, Sedimentbröckchen u. ä.) weggelassen wurden, als am vorteilhaftesten erwiesen. Die zeichnerische Darstellung ist auch in zoologischen Arbeiten üblich. Versuche mit SCAN-Fotographien, die freundlicherweise Herr Dr. Knauff anfertigte, erbrachten nicht so zufriedenstellende Ergebnisse, da auf ihnen gerade die sekundären erhaltungsbedingten Merkmale zu stark betont werden. Noch unzureichendere Ergebnisse ergaben sich bei der Auflichtfotographie.

Schlüssel zu den im folgenden beschriebenen Arten

1. Röhre rechts gewunden 2
– Röhre links gewunden 9
2. Röhre glatt oder mit Querringen, Querschnitt rund 3
– Röhre mit deutlichen Längskielen, Querschnitt variabel 6
3. Röhre anfangs planspiral aufgerollt, Röhrenende korkenzieherartig gedreht, Schale mit Querringen . . . . *Circeis* ? sp. (*cingulata*-Wuchsform)
– Röhre planspiral oder konisch aufgerollt, glatt 4
4. Röhrenende nicht oder nur kurz abstehend, Röhrendurchmesser > 0,5 mm 5
– Röhrenende ± lang abstehend, korkenzieherartig gedreht, Röhrendurchmesser < 0,5 mm . . . . „*Bipygmaeus*“ sp.
5. Operculumplatte keulenförmig, Stiel kurz und schlank, Brutpflege in der Röhre . . . . *Paralaeospira clavaeformis*
– Operculumplatte konisch, Stiel breit und gedrungen, Brutpflege in der Röhre . . . . *Circeis paleocaenicum*
6. Röhre mit 2 deutlichen Längskielen und blättriger Zuwachsstreifung, Querschnitt quadrangular, planspiral aufgerollt . . . . *Janua* ? *bilineata*
– Röhre mit 1–3 Längskielen und Kerbenreihen, Querschnitt triangular bis quadrangular, variabel aufgerollt 7
7. Wände der Brutkammer vollständig verkalkt . . . . *Cubiculovinea communis*
– Wände der Brutkammer nur im distalen Teil verkalkt 8
8. Operculumplatte scheibenförmig, Stiel verbreitert sich proximal . . . . *Janua* cf. *pseudocorrugata*
– Operculumplatte scheibenförmig, Stiel lang und schlank . . . . *Janua quasiacuta*
9. Röhre im Querschnitt rund, mit 5–7 Längskielen, planspiral oder unregelmäßig aufgerollt, Operculumplatte dickwandig und hohl, konisch bis mützenförmig, kein Stiel . . . . *Metalaeospira pileoformis*

Unterfamilie: Circeinae P. Knight-Jones 1978

Diagnose und Abgrenzung: siehe P. Knight-Jones, E. W. Knight-Jones & Dales (1979, S. 427)

Gattung: *Circeis* Saint-Joseph 1894
Typ-Spezies: *Circeis armoricana* Saint-Joseph 1894

Diagnose der Weichteile: siehe P. Knight-Jones & E. W. Knight-Jones (1977, S. 467).

Diagnose der Hartteile: Operculumplatte von konischer Gestalt; Stiel kurz, breit und gedrungen, am proximalen Ende häufig mit zahnartigen Vorsprüngen, die die Ansatzpunkte für leicht verstärkte Fasern des Kiemenstrahles bilden; es besteht keine Neigung die frühen, im Laufe des Wachstums zu klein gewordenen Opercula zurückzuhalten; die Brutpflege erfolgt in der Röhre. Röhre rechts gewunden und unskulptiert. Schalenmaterial von porzellanartiger Konsistenz und bisweilen leicht durchscheinend.

Bemerkungen: Ähnlichkeiten bezüglich der Operculumgestalt bestehen mit der zur selben Unterfamilie gehörigen Gattung *Paradexiospira* Caullery & Mesnil, deren Opercula allerdings meist stärker ausgeprägt konisch sind und am proximalen Ende nie zahnartige Vorsprünge zeigen. Außerdem sind die Röhren in der Regel deutlich skulptiert (meist ein oder mehrere Längskiele).

Geographische Verbreitung: Die rezenten Vertreter sind im wesentlichen auf die holarktische Region und kühle Gewässer beschränkt. Fossil ist die Gattung bislang mit Sicherheit nur aus dem NW-Pazifik (Suiko Seamounts, Bohrungen 433A–C) bekannt.

Stratigraphie: Paläozän bis rezent.

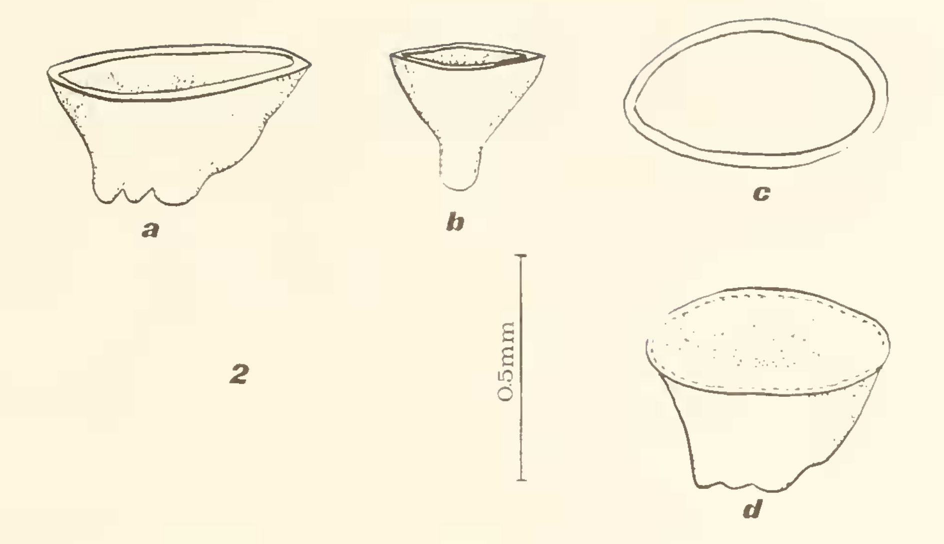


Abb. 2. *Circeis paleocaenicum* n. sp. Opercula a, b, c. verschiedene Ansichten des Holotypus (BSP 1978 XX 3) mit ausgeprägt konkav eingesenkter Deckelplatte, d. Operculum mit nur schwach konkaver Deckelplatte

Circeis paleocaenicum n. sp.
Abb. 2a–d

Derivatio nominis: nach dem Vorkommen im Paläozän

Locus typicus: Bohrung 433B, Suiko Seamounts, DSDP Leg 55, NW-Pazifik

Stratum typicum: *Globorotalia pusilla pusilla*-Zone

Holotypus: BSP 1978 XX 3

Paratypoide: BSP 1978 XX 4

Diagnose: Operculum von konischer Gestalt, Oberseite der Deckelplatte deutlich konkav eingesenkt. Stiel kurz und gedrungen, am proximalen Ende mit ± deutlichen, zahnartigen Vorsprüngen. Umriß oval. Höhe: 0,38–0,58 mm, Durchmesser: 0,35–0,71 mm.

Material: 18 Opercula und eine nicht sicher bestimmbare Anzahl von Röhren.

Bemerkungen: Die Artdiagnose beruht lediglich auf isolierten Opercula. Es liegt zwar eine größere Anzahl von glatten Röhren des *Circeis*-Typs vor, doch hat die *Paralaeospira clavaeformis* n. sp. völlig konvergent Röhren, so daß im Einzelfall nur an Hand der Röhren eine Zuordnung zu der einen oder anderen Art nicht möglich ist.

Substrat: Die oben erwähnten Röhren, die z. T. sicher hierher gehören, finden sich ganz überwiegend auf Algen und nur vereinzelt auf Bryozoen.

Differential-Diagnose: Der fossilen Art am nächsten kommt das rezente *Circeis armoricana* Saint-Joseph. Von den 2 von P. Knight-Jones & E. W. Knight-Jones (1977) beschriebenen ökologisch getrennten Subspezies zeigt *C. armoricana paguri* ein gedrungenes Operculum mit ausgeprägt konischer Gestalt. Die Oberseite der Deckelplatte ist entweder flach oder nur ganz schwach konkav eingesenkt (vgl. P. Knight-Jones & E. W. Knight-Jones 1977, S. 470, Fig. 5D). Wichtiges ökologisches Merkmal dieser Subspezies ist ihr bevorzugtes Vorkommen auf Krebsen. Hierdurch unterscheidet sie sich deutlich von der fossilen Art. Wesentlich schwieriger ist die Abgrenzung des *C. paleocaenicum* gegen das *C. armoricana fragilis*. Diese Unterart ist häufig kleinwüchsiger und zeigt am proximalen Ende des Operculums einen zusätzlichen Lobus, doch haben einige Varietäten auch völlig konvergente Opercula (P. Knight-Jones & E. W. Knight-Jones 1977, S. 469, Fig. 5E, F, G). Auch hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche entsprechen sich beide Formen teilweise. Die rezente Unterart findet sich im Litoral und Sublitoral (0–20 m Wassertiefe) auf Algen aufsitzend. Sie ist euryök und findet sich auch in Strandtümpeln. Rezent ist sie u. a. auch aus dem NW-Pazifik beschrieben worden.

Die Opercula des rezenten *C. spirillum* (Linne) zeigen häufig ähnlich der fossilen Art eine deutlich konkav eingesenkte Deckelplatte, doch ist der Stiel im Gegensatz zur fossilen Art in der Regel dünn und zart. Es finden sich allerdings auch hier Operculumvarietäten, die kaum von den Opercula der fossilen Art zu unterscheiden sind (P. Knight-Jones & E. W. Knight-Jones 1977, S. 471, Fig. 5 O, P, Q, R). Ökologisch ist das *C. spirillum* meist deutlich zu erkennen, da seine charakteristischen Substrate Sertulariidae, Bryozoen u. ä. sind, die rezent von keiner anderen Spirorbide des NW-Pazifiks besiedelt werden. Gewöhnlich findet sich *C. spirillum* in tieferen Gewässern (10–80 m Wassertiefe) als *C. armoricana* und die fossile Art.

Angesichts der beträchtlichen Variabilität der Opercula ist auch bei rezenten *Circeis*-Arten eine einwandfreie Ab-

grenzung nur auf Grund von Operculamerkmalen nicht immer möglich. In der Grundtendenz scheint sich die neue Art durch die deutlich konkav eingesenkte Deckelplatte in Kombination mit dem großen massiven Stiel von allen rezenten Arten zu unterscheiden. Besonders ihr Vorkommen in Lagunen mit warmem Wasser ist charakteristisch.

Vorkommen: Verstreut in den Bohrungen 433 A–C

Circeis ? sp. *(cingulata* [NIELSEN] – Wuchsform)
Abb. 3

1926 *Serpula cingulata* – ODUM, S. 166 (nomen nudum)
1931 *Spirorbula cingulata* – NIELSEN, S. 111, Taf. 3, Fig. 23–24

Beschreibung: Röhre zunächst unregelmäßig planspiral rechts herum aufgerollt. 2–4 Umgänge. Das bis zu 4 mm lange, abstehende Röhrenende ist korkenzieherartig gedreht. Die Schalenoberfläche zeigt in unregelmäßigen Abständen ± ausgeprägte schmale Ringwülste und ist ansonsten glatt. Mündung mit schmalem Ringwulst. Querschnitt rund. Röhrendurchmesser: 0,4–0,65 mm. Durchmesser der Anfangsspirale: 1,3–1,59 mm. Operculum unbekannt.

Material: 58 Röhren

Substrat: Algen (?)

Bemerkungen: Es ist durchaus möglich, daß diese Röhren lediglich eine besondere Wuchsform des oben beschriebenen *C. paleocaenicum* n. sp. darstellt. Röhren mit korkenzieherartig gedrehtem Röhrenende finden sich auch bei den rezenten *C. spirillum* und *C. armoricana fragilis*. Wie bereits erwähnt, sind beide Formen dem *C. paleocaenicum* sehr ähnlich. Rezent sind Wuchsformen mit langem, weggestrecktem Röhrenende vor allem bei Individuen in Gebieten mit tiefem, tonigen Grund, seltener auch als Reaktion auf andere Einflüsse, wie bei eng übereinandergewachsenen Gehäusen oder bei Bedekkung oder Inkrustierung durch Algen, zu beobachten. Ringwülste, die einen Peristombau erzeugen, sind als Reaktion des Wurmes auf in ± regelmäßigen Abständen auftretende Perioden mit ungünstigen Umweltbedingungen zu deuten. Dabei markieren die jeweiligen Ringe eine Wachstumsunterbrechung und die anschließend engere Fortsetzung der Röhre entspricht dann in ihrem Durchmesser dem verringerten Umfang des Wurmes.

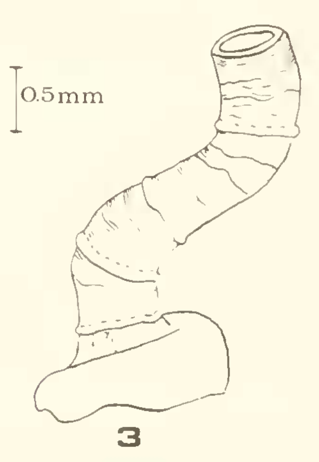


Abb. 3. *Circeis* ? sp. (*cingulata*-Wuchsform), Röhre

Wie aus den obigen Ausführungen hervorgeht, kommt den Merkmalen, die NIELSEN (1931) zur Aufstellung seiner Art heranzog, kein spezifischer Wert zu, sondern es handelt sich lediglich um eine Wuchsform wie sie bei verschiedenen Arten auftreten kann.

Stratigraphie: „Younger Danian" (= oberes Unterpaläozän) bis mittleres Mittelpaläozän

Vorkommen: Verstreut in den Bohrungen 433A und B; außerdem in Dänemark

Unterfamilie: Januinae P. KNIGHT-JONES 1978

Diagnose und Abgrenzung: siehe P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & DALES (1979, S. 431)

Gattung: *Janua* SAINT-JOSEPH 1894
emend. P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & KAWAHARA 1975

Typ-Spezies: *Spirorbis pagenstecheri* QUATREFAGES 1865

Diagnose der Weichteile: siehe P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & KAWAHARA (1975, S. 93)

Diagnose der Hartteile: Röhre überwiegend rechts gewunden. Schalenoberfläche meist mit differenzierter Skulptierung, wobei vor allem Kiele zu beobachten sind. Brutpflege in einer vom Operculum gebildeten Brutkammer, unter der eine sekundäre Platte (ein Rudiment der nächsten Operculumplatte) kurz nach Beginn der Eierproduktion gebildet wird.

Geographische Verbreitung: Heute typische Warmwasserbewohner, die sich nur in tropischen, subtropischen und warm-gemäßigten Regionen, vor allem im Atlantik, Indischen Ozean, Mittelmeer und Pazifik, finden. Fossil nur aus den Bohrungen 433A–C und 430 (Emperor Seamounts, NW-Pazifik) bekannt.

Stratigraphie: Paläozän bis rezent.

Untergattung: *Dexiospira* CAULLERY & MESNIL 1897
emend. P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & KAWAHARA 1975
incl.: *Fauveldora* P. KNIGHT-JONES 1972
Pillaiospira P. KNIGHT-JONES 1973
Typ-Spezies: *Janua (Dexiospira) pseudocorrugata* BUSH 1904

Diagnose: „Coiling usually dextral; distal part of brood chamber with calcified walls;..." P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & KAWAHARA (1975, S. 93)

Bemerkungen: Von den 14 rezenten Arten, die z. Z. *Janua* zugeordnet werden, gehören 12 zur Untergattung *Dexiospira*. Da sich die im folgenden beschriebenen Morphospezies sehr eng an rezente Biospezies der Untergattung *Dexiospezies* anlehnen, scheint es gerechtfertigt, sie ebenfalls dieser Untergattung zuzuordnen.

Janua (Dexiospira) cf. *pseudocorrugata* (BUSH 1904)
Abb. 4a–e

cf.: 1974 *Janua (Dexiospira) pseudocorrugata* – E. W. KNIGHT-JONES, P. KNIGHT-JONES & LLEWELLYN, S. 132, Fig. 3C, 11A–P
cf.: 1975 *Janua (Dexiospira) pseudocorrugata* – P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & KAWAHARA, S. 113, Fig. 4A, 5B–D (hier umfangreiche Synomie!)
cf.: 1977 *Janua (Dexiospira) pseudocorrugata* – VINE, S. 54, Fig. 25e, 32b, 33a–h
cf.: 1977 *Janua (Dexiospira) pseudocorrugata* – P. KNIGHT-JONES & E. W. KNIGHT-JONES, S. 489, Fig. 12J–O
cf.: 1979 *Janua (Dexiospira) pseudocorrugata* – P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & DALES, S. 433

Beschreibung: Deckelplatte flach, selten auch mit einem kleinen zentralen Vorsprung. Operculumstiel lang, verbreitert sich meist deutlich zum proximalen Ende hin. Höhe: 0,56–0,75 mm, Durchmesser der Deckelplatte: 0,44–0,61 mm. Röhre unbekannt.

Variationsbreite: Ähnlich wie bei rezenten *Janua*-Arten sind auch bei der fossilen Form die Opercula recht variabel. So kann z. B. der Operculumstiel senkrecht oder auch in schrägem Winkel an der Deckelplatte ansetzen. Der Stiel kann sich zum proximalen Ende hin nur ganz leicht oder auch breit beilförmig verbreitern. Auch die Länge des Stiels kann variieren. Die Deckelplatte kann fast flach oder auch ± stark konvex sein und einen zentralen Vorsprung zeigen.

Material: 11 isolierte Opercula

Differential-Diagnose: Wie bereits erwähnt zeigen viele *Janua*-Arten eine beträchtliche Variabilität der Operculumgestalt. Daher finden sich mit den fossilen Opercula vergleichbare Operculatypen auch bei mehreren rezenten Arten.

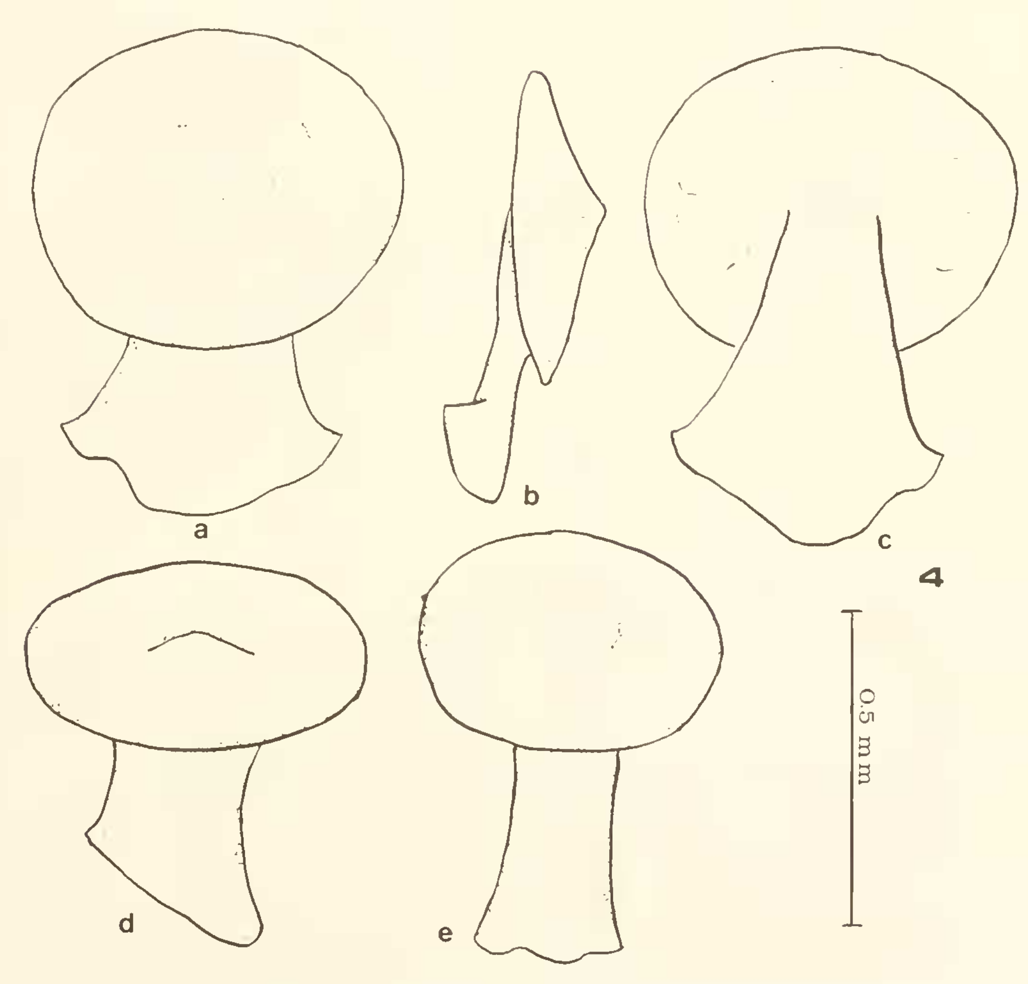


Abb. 4. *Janua (Dexiospira)* cf. *pseudocorrugata* (BUSH) a, b, c. verschiedene Ansichten eines Operculums mit leicht konischer Deckelplatte und proximal deutlich verbreitertem Stiel, d, e. zwei andere Operculum-Varietäten mit schlanken, nur schwach verbreiterten Stielen und Deckelplatte mit kleinem konischen Vorsprung (d.) bzw. völlig flacher Oberseite (e.)

Janua (Dexiospira) brasiliensis (GRUBE 1872) zeigt ein Operculum mit einem recht kurzen, proximal sehr stark verbreiterten Stiel (P. KNIGHT-JONES & E. W. KNIGHT-JONES 1977, S. 489, Fig. 12P–W). *Janua (Dexiospira) nipponica* (OKUDA 1934) kommt der fossilen Form hinsichtlich der Operculumgestalt noch etwas näher, da der Stiel in etwa die gleiche Länge hat. Jedoch verbreitert sich der Stiel auch bei dieser Form wesentlich stärker als bei der fossilen Art (P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & KAWAHARA 1975, S. 110, Fig. 4C).

Die größte Ähnlichkeit besteht mit bestimmten Varietäten der *Janua (Dexiospira) pseudocorrugata* (BUSH 1904). Diese Art zeigt eine ganz extreme Variabilität der Operculumgestalt (vgl. P. KNIGHT-JONES, E. W. KNIGHT-JONES & KAWAHARA 1975, Fig. 4A). Mit der fossilen Form konvergente Opercula finden sich im Mittelmeer (ZIBROWIUS 1968, S. 203, Taf. 13, Fig. 16–19), bei Hawaii (VINE, BALLEY-BROCK & STRAUGHAN 1972, S. 166, Fig. 4c, d) und in der Karribik (frdl. briefl. Mitt. Dr. P. KNIGHT-JONES). Auch ökologisch würde die Zuordnung der fossilen Form in die Nähe von *J. (D.) pseudocorrugata* am besten harmonieren, da diese Art rezent für ihr recht euryökes Verhalten bekannt ist (ZIBROWIUS 1968 und RELINI & BIANCHI 1978). Die Art ist heute eine typische Form der tropischen bis warm-gemäßigten Gewässer und findet sich im Atlantik, Indischen Ozean, Mittelmeer und Pazifik.

Vorkommen: Verstreut in den Bohrungen 433 A–C.

Janua (Dexiospira) quasiacuta n. sp.
Abb. 5a–e, 6 a–c

Derivatio nominis: quasi (lat.) = gleich wie; die Opercula entsprechen völlig denen der rezenten *J. (D.) preacuta* VINE 1972

Locus typicus: Bohrung 433 A, Emperor Seamounts, DSDP Leg 55, NW-Pazifik

Stratum typicum: *Globorotalia pusilla pusilla* – Zone

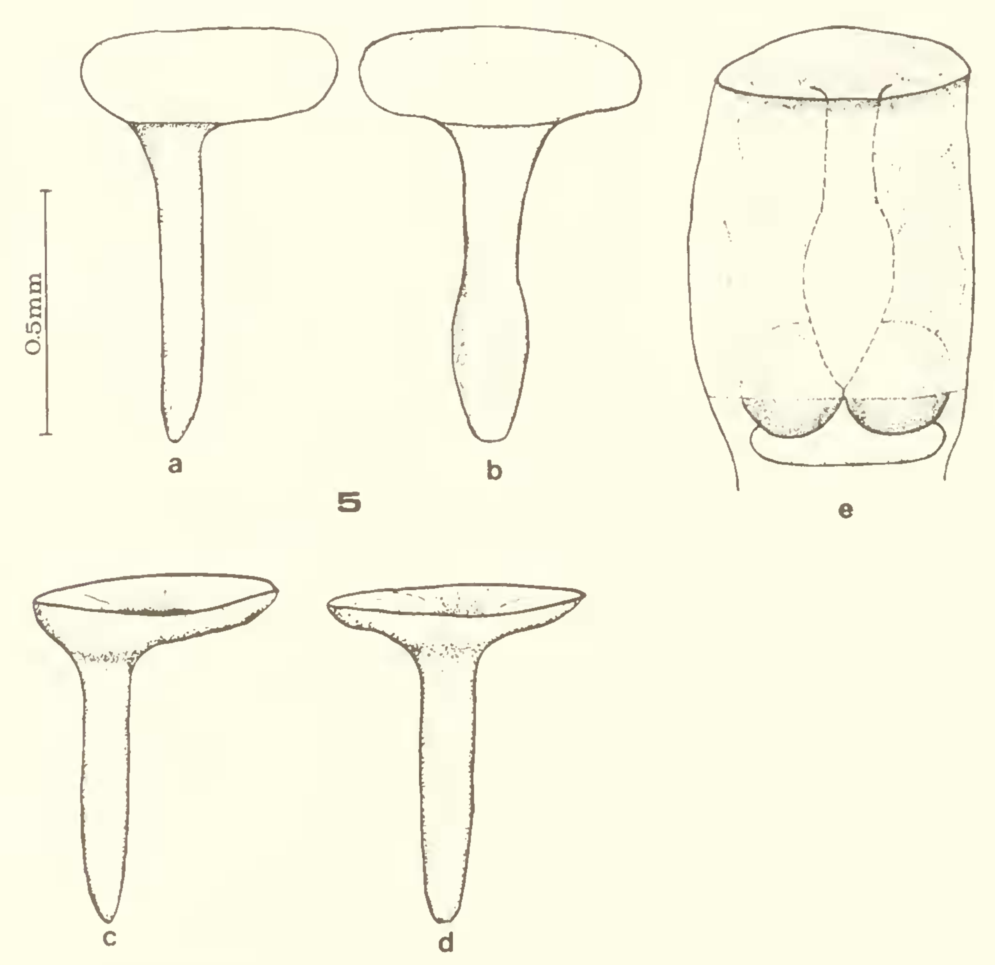


Abb. 5. *Janua (Dexiospira) quasiacuta* n. sp. a, b. Operculum mit dicker, leicht konvexer Deckelplatte und im proximalen Teil leicht verbreiterten Stiel, c, d. Holotypus (BSP 1978 XX 7) mit konkav eingesenkter Deckelplatte, e. Brutapparat von *J. (D.) preacuta* VINE nach KNIGHT-JONES, KNIGHT-JONES & KAWAHARA (1975, Fig. 4 E), etwa konvergent dürfte der Brutapparat von *J. (D.) quasiacuta* n. sp. ausgesehen haben.

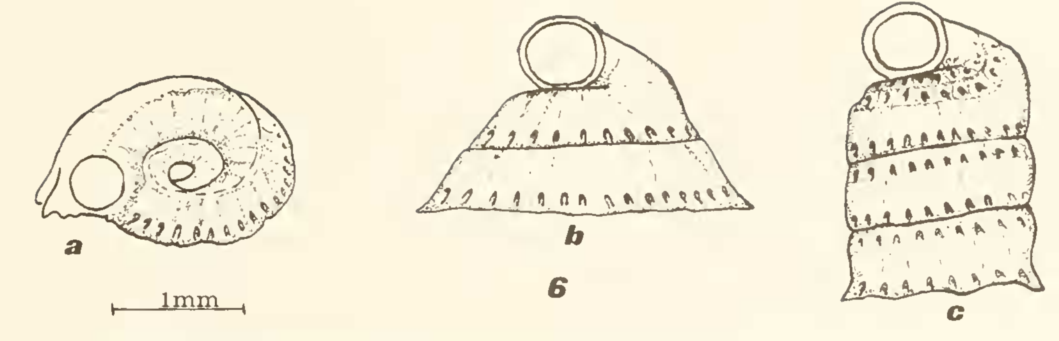


Abb. 6. *Janua (Dexiospira) quasiacuta* n. sp. verschiedene Gehäusevarietäten, a. planspirales Gehäuse mit einem Kiel und einer Kerbenreihe, b. konisches Gehäuse mit Skulptierung wie bei a., c. zylinderförmig aufgerolltes Gehäuse mit 3 Kielen und Kerbenreihen zwischen den Kielen.

Holotypus: BSP 1978 XX 7

Paratypoide: BSP 1978 XX 8,9

Diagnose: Deckelplatte scheibenförmig mit schwach konvexer, konkaver oder planer Oberseite. Stiel lang und schlank, setzt peripher an der Deckelplatte an. Maße: Höhe 0,45–0,69 mm, Durchmesser der Deckelplatte: 0,32–0,58 mm. Neben den primären Opercula kommen auch dünne Kalkscheiben mit stark rudimentärem oder völlig fehlendem Stiel vor, die als die zum Brutapparat gehörigen sekundären Opercula gedeutet werden. Die Brutkammerwände waren nie erhalten.

Röhre rechts gewunden. Schalenoberfläche mit 1–3 Kielen und feinen Zuwachsstreifen. Mit oder ohne Kerbenreihen zwischen den Kielen. Immer findet sich direkt über der Basis der Umgänge eine Kerbenreihe. Flach planspiral, kegel- oder zylinderförmig aufgerollt. Mündungsdurchmesser: 0,42–0,81 mm, Gehäusedurchmesser: 1,21–2,56 mm.

Material: 132 Opercula und 6824 Röhren, darunter 4 Exemplare mit Opercula in situ.

Substrat: Meist vermutlich Algen, seltener auch Bryozoen. Die auf Bryozoen fixierten Gehäuse sind ganz überwiegend kegel- oder zylinderförmig aufgerollt.

Variationsbreite: Ähnlich wie bei den rezenten Formen kann die Operculumgestalt innerhalb verschiedener Populationen sowie während der Ontogenese variieren. So kann die Deckelplatte dünn und zart oder dick und massiv sein. Außerdem kann die Oberseite flach, konkav oder konvex sein. Bei einigen Stücken ist der Operculumstiel in seinem proximalen Teil leicht verbreitert.

Noch erheblich variabeler als die Opercula sind die Röhren. So kann der Röhrenquerschnitt rundlich dreieckig bis vierkantig sein. Das Gehäuse ist zunächst immer planspiral aufgerollt, wobei sich die Windungen entweder eng an das Substrat schmiegen oder aufgebläht erscheinen können. Einige Formen behalten diesen planspiralen Bauplan auch während der weiteren Ontogenese bei. Das Röhrenende kann spiralfederförmig gedreht abstehen. Dreieckige Röhren bilden häufig kegelförmige Gehäuse, während sich bei vierkantigen Tuben bis zu 4 Umgänge zu einem zylindrischen Gehäuse übereinanderlegen können. Alle diese Gehäusevarietäten sind durch fließende Übergänge miteinander verbunden. Die Schalenoberfläche zeigt 1–3 Längskiele und 1–4 Kerbenreihen, die verschieden stark ausgebildet und kombiniert sein können. Es entstehen dabei recht verschiedene Skulpturtypen, die denen von *J. (Janua) pagenstecheri* (Quatrefages), *J. (Dexiospira) pseudocorrugata* (Bush), *J. (D.) steueri* (Sterzinger) oder *J. (D.) lamellosa* (Lam.) ähneln. Die Skulptierung wird bei vielen Formen mit zunehmendem Alter immer undeutlicher. An der Mündung können sich ein oder mehrere zahnartige Vorsprünge zeigen, die von den Längskielen ausgehen. Sämtliche Varietäten sind durch fließende Übergänge miteinander verbunden.

Differential-Diagnose: Durch den charakteristischen langen Operculumstiel rückt die fossile Art automatisch in die Nähe der rezenten *J. (D.) preacuta* Vine 1972a, die als einzige rezente *Janua*-Art diese Operculumgestalt aufweist (Vine 1972a, S. 166, Fig. B–D). Die Röhre dieser Art zeigt jedoch meist 3 Längskiele und deutliche Wachstumsringe, aber keine Kerbenreihen. Noch deutlicher unterscheidet sich die Varietät dieser Art, die unter dem Namen *J. (D.) turrita* Vine 1972b beschrieben wurde und als besonderes Merkmal „rough protuberances on the ridges of the tube" aufweist. Rezent ist *J. (D.) preacuta* eine typische Art tropischer bis warm-gemäßigter Gewässer mit einer Verbreitung, die vom Atlantik über den Indischen Ozean bis zum Pazifik reicht. Soweit bisher bekannt ist die rezente Art jedoch weitgehend stenök und kaum aus Lagunen bekannt. Ähnlich wie die fossile Art besiedelt sie überwiegend Algen.

Die im Prinzip ebenfalls ähnlichen Opercula von *J. (J.) pagenstecheri* (Quatrefages) (vgl. E. W. Knight-Jones, P. Knight-Jones & Llewellyn 1974, S. 130, Fig. 10b–d) und *J. (Leodora) knightjonesi* (De Silva) (vgl. Vine, Bailey-Brock & Straughan 1972, S. 179, Fig. 13c, d) unterscheiden sich deutlich durch die wesentlich kürzeren Operculumstiele.

Vorkommen: sehr häufig in den Bohrungen 433 A–C; fraglich in der Bohrung 430.

Janua (?) *bilineata* (SCHMIDT 1951)
Abb. 7

1951 *Spirorbis (Dexiospira) bilineatus* – SCHMIDT, S. 83, Abb. 9
1955 *Spirorbis (Dexiospira) bilineatus* – SCHMIDT, S. 78, Taf. 8, Fig. 20, 21

Beschreibung: Röhre rechts gewunden, planspiral aufgerollt und eng genabelt. Rasche Größenzunahme. Schalenoberfläche mit 2–3 breiten, abgerundeten Kielen und deutlichen, bisweilen leicht blätterigen Zuwachsstreifen, die sich dort wo sie die Kiele überqueren, leicht knotenartig verdicken können. Mündung mit 1–2 zahnartigen Vorragungen, die von den Rückenkielen ausgehen. Röhrenquerschnitt rundlich bis abgerundet viereckig. Röhrendurchmesser: 0,6–1,7 mm, Gesamtdurchmesser: 1,46–2,53 mm. Operculum unbekannt.

Material: 92 Röhren

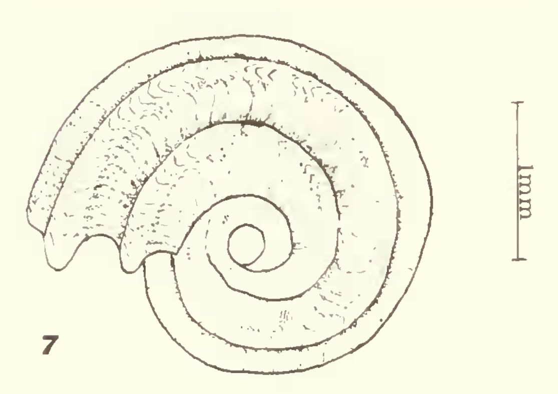


Abb. 7. *Janua* ? *bilineata* (SCHMIDT), Röhre

Substrat: Vermutlich Algen, vereinzelt auch Muschelschalen.

Variationsbreite: Auch bei diesem Röhrentyp variiert die Skulptierung beträchtlich. Wie schon angedeutet, kann die Zuwachsstreifung bei einigen Stücken sehr deutlich und blätterig sein, während sie bei anderen Stücken fast nicht zu erkennen ist. Meist werden die Rückenkiele mit zunehmendem Alter immer stärker ausgebildet, doch gibt es auch hier Ausnahmen. Die knotenartigen Verdikkungen an den Kielen können sehr stark entwickelt sein, aber auch fehlen. Bei einigen Varietäten ist die gesamte Skulptierung nur sehr rudimentär entwickelt und lediglich schwach und verwaschen erkennbar. Die Mündung zeigt 1–2 zahnartige Vorragungen von variabeler Größe.

Bemerkungen: Da das Operculum dieser Art unbekannt ist, ist eine sichere generische Zuordnung nicht möglich. Doch bietet sich ein Vergleich mit der rezenten *J. (D.) natalensis* KNIGHT-JONES & KNIGHT-JONES 1974 an, die über völlig konvergente Röhren verfügt (P. KNIGHT-JONES & E. W. Knight-JONES 1974, S. 259, Abb. 3). Als einziger Unterschied zeigt sich die Kleinwüchsigkeit der rezenten Art, deren Gehäusedurchmesser 1,5 mm nicht übersteigt. Eindeutige Opercula vom *natalensis*-Typ wurden fossil nicht gefunden, doch sind derartige Opercula wegen ihrer dünnen Deckelplatte und ihres kurzen Stieles nicht sicher von den sekundären Opercula mit rudimentärem Stiel der *J. (D.) quasiacuta* zu unterscheiden. Daher ist es möglich, daß hierher gehöriges Material nicht erkannt und der *J. (D.) quasiacuta* zugerechnet wurde. Eine Klärung ist wohl erst möglich, wenn auch von der fossilen Form Opercula in situ bekannt sind. Ähnlich wie die fossile Form besiedelt die rezente *J. (D.) natalensis* überwiegend Algen. Die heutige Verbreitung dieser Art liegt allerdings ausschließlich in Südafrika. Sie besiedelt kühlere bis warm-gemäßigte Gewässer.

Stratigraphie: Mittleres Paläozän bis Eozän

Vorkommen: Verstreut in den Bohrungen 433 A–C

Gattung: *Cubiculovinea* n. gen.
Typ-Spezies: *Cubiculovinea communis* n. sp. (siehe unten)

Derivatio nominis: Wortkombination aus cubiculum (lat.) = die Kammer und vinea (lat.) = der Schutzschild; bezogen auf die verkalkte Brutkammer.

Diagnose: Röhre rechts gewunden. Operculum kalkig und bildet bei geschlechtsreifen Individuen einen Brutapparat, der zylindrisch oder konisch ist. Kammerwände vollständig verkalkt, Kammerboden fossil nicht erhalten. Distaler Abschluß der Brutkammer zeigt gelegentlich eine Öffnung, von der nicht sicher ist, ob sie primär oder sekundär durch Verletzung gebildet wurde. Operculumstiel schlank, lang und gebogen, anscheinend zunächst röhrenförmig ausgebildet, später wird eine Hälfte dieses Röhrenstiels abgestoßen.

Bemerkungen: Rezent sind die Vertreter zweier Unterfamilien dafür bekannt, daß bei ihnen die Brutpflege im Operculum stattfindet: 1. Unterfamilie Januinae (einzige Gattung *Janua*) und 2. Unterfamilie Pileolariinae (Gattungen: *Pileolaria*, *Sinistrella* und *Amplaria*). Bei diesen Unterfamilien werden die Brutapparate auf verschiedene Weise gebildet. So geben P. KNIGHT-JONES & FORDY (1979) für die Januinae an: „Embryos in inverted cuticular cup outside opercular ampulla", während es bei den Pileolariinae heißt: „Embryos within cup formed by invagination of opercular ampulla". Alle rezenten Formen mit Brutpflege im Operculum haben nur unvollständig verkalkte Brutkammerwände. Die Verkalkung beschränkt sich meist auf den distalen Teil. Die Gestalt der Brutapparate ist meist zylindrisch, seltener auch konisch. An Hand der zur Verfügung stehenden Merkmale ist z. Z. keine Entscheidung darüber möglich, zu welcher der beiden Unterfamilien *Cubiculovinea* gestellt werden muß und welche der rezenten Gattungen der fossilen Gattung verwandtschaftlich am nächsten steht.

Geographische Verbreitung: Bislang nur aus den Suiko Seamounts (NW-Pazifik) bekannt.

Stratigraphie: Mittelpaläozän

Cubiculovinea communis n. gen. n. sp.
Abb. 8a–g

Derivatio nominis: communis (lat.) = gewöhnlich; es handelt sich um die Typ-Spezies der Gattung

Locus typicus: Bohrung 433A, Emperor Seamounts, NW-Pazifik

Stratum typicum: *Globorotalia pusilla pusilla*-Zone

Holotypus: BSP 1978 XX 11

Paratypoide: BSP 1978 XX 12

Diagnose: wie für die bislang monotypische Gattung

Beschreibung: Das juvenile Operculum (Fig. 8d) zeigt einen langen, schlanken, gekrümmten Stiel und eine sehr dünne (schwach verkalkte ?) Deckelplatte, die flach oder auch konvex ist und von der sich fossil immer nur kleine Reste erhalten. Deckel und Stiel bilden bei den juvenilen wie auch bei den adulten Opercula einen charakteristischen Winkel zwischen 30° und 60°. Im Laufe der weiteren Ontogenese verkalkt die Deckelplatte stärker und nimmt zunächst eine ± mützenförmige Gestalt an. Mit Eintritt der Geschlechtsreife wandelt sich das Operculum in einen vollständig verkalkten, zylindrischen oder konischen Brutapparat um. Fossil fehlt diesem Brutapparat immer der Boden, der vermutlich ursprünglich entweder nur dünn und schwach verkalkt war oder auch nur von einem Epithel gebildet wurde. Bei einigen Stücken zeigt der Brutapparat am distalen Ende ebenfalls eine ± große Öffnung, doch ist nicht mit hinreichender Sicherheit zu sagen, ob es sich hierbei um eine primäre Öffnung oder eine Verletzung handelt. Der Stiel ist im adulten Stadium anscheinend zunächst immer röhrenförmig ausgebildet (Fig. 8e). Bei den meisten untersuchten Stücken ist jedoch von diesem röhrenförmigen Stiel meist nur noch eine

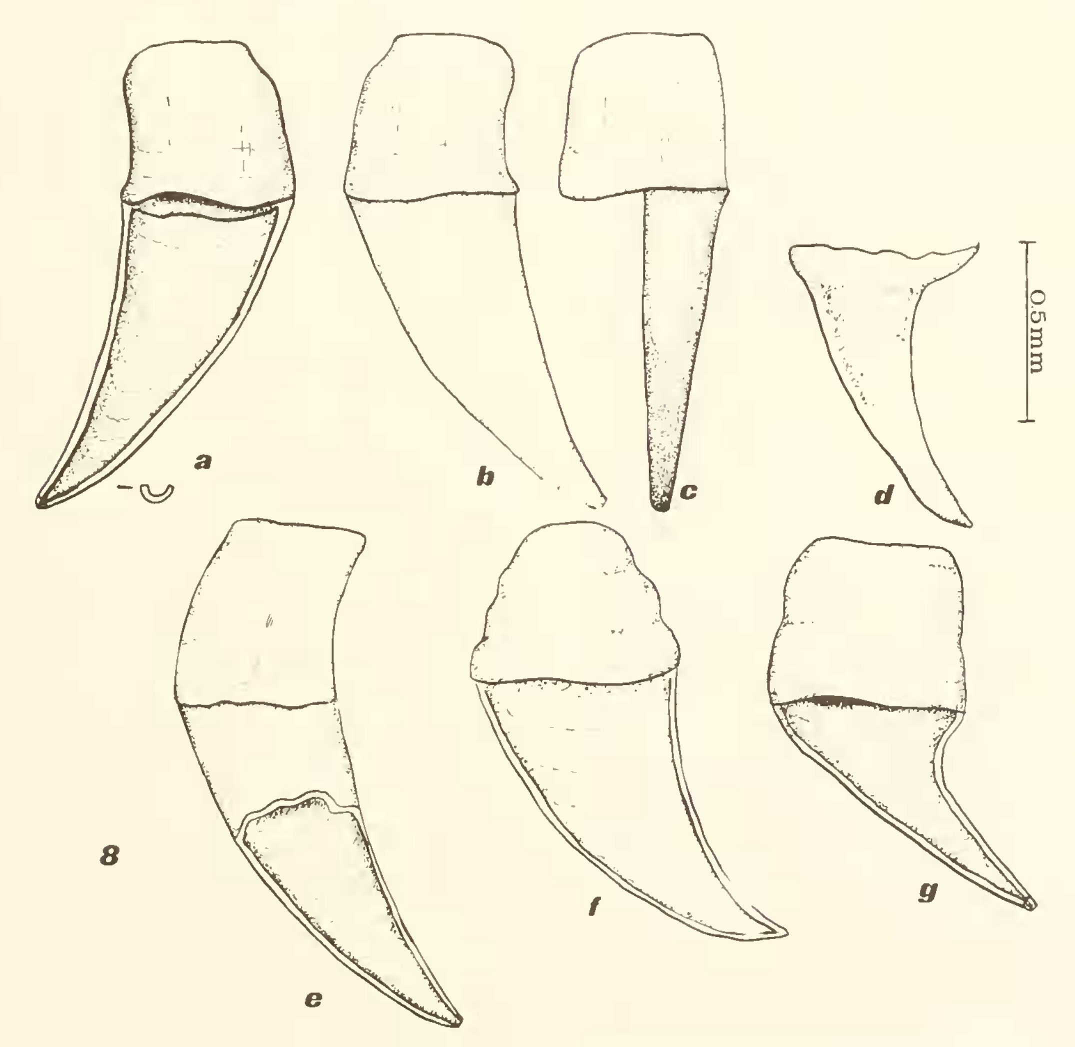


Abb. 8. *Cubiculovinea communis* n. gen. n. sp. a, b, c. verschiedene Ansichten eines Brutapparates (Holotypus, BSP 1978 XX 11), d. Rest eines juvenilen Operculums, e. Brutapparat, dessen Stiel noch teilweise röhrenförmig erhalten ist, f, g. verschiedene Varietäten des Brutapparates.

Längshälfte vorhanden (Fig. 8a, b , c, f, g). Da bei dieser auffälligen Spaltung immer völlig glatte Bruchstellen entstehen und dieser Vorgang zu einer charakteristisch exakten, gleichmäßigen Aufspaltung in zwei gleich große Hälften führt, ist an einen vom Tier beabsichtigten Mechanismus zu denken. Das proximale Ende des röhrenförmigen Stiels ist immer offen. Bailey (1969b) diskutiert den Vorgang wie bei rezenten Spirorbiden die Eier in die Brutkammer gelangen. Es bieten sich dafür im wesentlichen zwei Möglichkeiten an, die von rezenten Spirorbiden beide angewandt werden: 1. Die Eier werden am Operculumstiel entlang zur Brutkammer transportiert und 2. die Eier gelangen von außerhalb in die Brutkammer. Bei der hier untersuchten Art scheint es am wahrscheinlichsten, daß bei ihr die Eier durch den röhrenförmigen Stiel direkt in die Brutkammer gelangten. Das setzt voraus, daß der Kiemenstrahl so an den Stiel ansetzt, daß die proximale Öffnung der Stielröhre zugänglich bleibt. Rezenten Spirorbiden ist es möglich, das das Operculum teilweise umgebende Epithel zurückzuziehen, um die Eier in die Brutkammer zu bringen. Bis zur Brutkammer werden die Eier durch Flimmerhärchen transportiert. Der Transport durch den hohlen Operculumstiel hätte gegenüber dem Transport außenherum den Vorteil, daß die Verluste an Brut beim Transport auf ein Minimum beschränkt werden. Der Vorgang des späteren Abspalten und Abstoßen einer Hälfte des Röhrenstiels könnte mit der Freisetzung der Embryos im Zusammenhang stehen. Wie dieser Vorgang im einzelnen abgelaufen sein mag, wie diese fast exakte Längsspaltung möglich ist und ob der Brutapparat wiederholt benutzt oder nach jeder Benutzung abgestoßen wurde, ist unklar.

Nicht völlig auszuschließen ist im Moment auch die Möglichkeit, daß die Embryos außen herum zur und durch eine distale Öffnung in die Brutkammer gelangten, wie dies vor allem bei verschiedenen *Pileolaria*-Arten beobachtet wurde (Potswald 1965 und Bailey 1969b). Wie bereits erwähnt, zeigen einige Stücke am distalen Teil der Brutkammer Öffnungen, von denen allerdings nicht bekannt ist, ob sie nicht vielleicht von Verletzungen herrühren. Außerdem wäre bei der zuletzt angedeuteten Möglichkeit die Funktion des röhrenförmigen Stiels nicht zufriedenstellend zu erklären.

Die *Cubiculovinea communis* basiert bislang lediglich auf isolierten Opercula, doch da sämtliche aus den Bohrungen 433 A–C bekannten Röhren rechts gewunden sind, kann man davon ausgehen, daß sich die Röhren der neuen Art ebenfalls darunter befinden und damit rechts gewunden sind. Dieser Schluß wird verstärkt durch eine Röhre vom *Janua quasiacuta*-Typ, die in der Mündung einen sehr schlecht erhaltenen Operculumrest, möglicherweise vom *Cubiculovinea*-Typ zeigt. Daher scheint es möglich, daß *Cubiculovinea* und *Janua* konvergente Röhrentypen zeigen, wie das rezent auch bei einigen Warmwassergattungen zu beobachten ist. Maße: Gesamthöhe: 0,78–1,53 mm. Durchmesser des Brutapparates: 0,41–0,60 mm. Höhe des Brutapparates: 0,38 bis 0,64 mm.

Material: 87 isolierte Opercula.

Vorkommen: Weit verbreitet und häufig in den Bohrungen 433A–C.

Unterfamilie: Paralaeospirinae P. Knight-Jones 1978

Diagnose und Abgrenzung: siehe P. Knight-Jones, E. W. Knight-Jones & Dales (1979, S. 434).

Gattung: *Metalaeospira* Pillai 1970

Typ-Spezies: *Spirorbis pixelli* Harris 1969

Diagnose der Weichteile: siehe P. Knight-Jones (1973, S. 233)

Diagnose der Hartteile: Röhre links gewunden, meist planspiral und evolut aufgerollt. Brutpflege in der Röhre. Das distale Ende des Operculums wird von einer kalkigen Kappe gebildet.

Geographische Verbreitung: Rezent handelt es sich durchweg um subantarktische Formen, die sich im Süd-Atlantik, bei Neu-Seeland und Süd-Australien finden. Fossil bislang nur aus der Bohrung 430 (Ōjin Seamounts, NW-Pazifik) bekannt.

Stratigraphie: Paläozän bis rezent

Metalaeospira pileoformis n. sp.

Abb. 9a–f

Derivatio nominis: pileoformis (lat.) = hut-, mützenförmig; bezogen auf die Operculumgestalt.

Locus typicus: Bohrung 430, Ōjin Seamounts, DSDP Leg 55, NW-Pazifik

Stratum typicum: *Globorotalia pseudomenardii* – Zone

Holotypus: BSP 1978 XX 13

Paratypoide: BSP 1978 XX 14, 15

Diagnose: Operculum konisch, hohl und sehr dickwandig. Ein Stiel fehlt. Röhre links gewunden und evolut aufgerollt. Das zunächst ± planspiral aufgerollte Gehäuse beginnt sich später ungleichförmig zu winden. Insgesamt 4–6 Umgänge. Sehr langsame Größenzunahme. Oberfläche mit 5–7 feinen Längskielen und einzelnen Querwülsten. Querschnitt rund. Mündung bisweilen mit Mündungswulst. Maße der Opercula: Durchmesser: 0,27–0,57 mm, Höhe: 0,24–0,62 mm. Maße der Röhren: Röhrendurchmesser: 0,31–0,64 mm, Gesamtdurchmesser: 0,9–1,98 mm.

Material: 21 Opercula und 122 mäßig erhaltene Röhren. Die dünne Schale der Röhren ist häufig nur teilweise

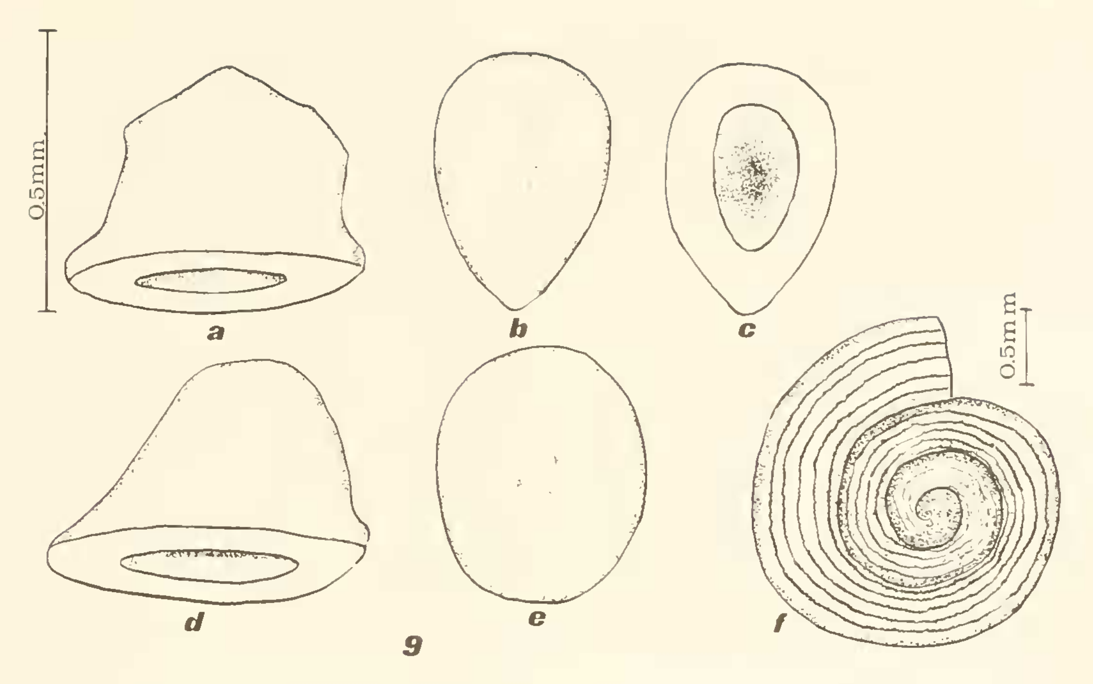


Abb. 9. *Metalaeospira pileoformis* n. sp. a, b, c. verschiedene Ansichten des Holotypus (BSP 1978 XX 13) (Operculum), d, e. konisches Operculum, f. teilweise rekonstruierte Röhre.

erhalten und stark umkristallisiert. Opercula und Röhren wurden zwar noch nicht im Zusammenhang beobachtet, doch da es sich um monotypische Faunen handelt, kann ihre Zusammengehörigkeit trotzdem als gesichert gelten.

Substrat: Algen (?) oder Seegräser (?)

Variationsbreite: Sowohl Opercula wie auch Röhren sind recht variabel. Die Gestalt des Operculums kann die verschiedensten konischen und zylindrischen Formen annehmen. Die Röhren sind nur in der Jugend ± regelmäßig planspiral aufgerollt, später lockert sich diese Aufrollungsform auf und es entstehen die unterschiedlichsten Gehäusevarianten. So verbiegt und verzerrt sich die ursprüngliche Planspirale immer mehr. Es treten auch schrauben- oder knäuelförmig gewundene Varietäten auf.

Differential-Diagnose: Die neue Art wirkt schon durch ihr Auftreten im NW-Pazifik recht isoliert von den rezenten subantarktischen Formen. Auch ihr Auftreten in dem Extrembiotop einer warmen, zeitweise übersalzenen Lagune ist recht charakteristisch. Im einzelnen unterscheiden sich die rezenten Arten morphologisch wie folgt von der fossilen Form:

Das Operculum der Type-Spezies *Metalaeospira pixelli* (Harris 1969) (= *Spirorbis antarcticus* Pixell) (vgl. Hartman 1966, Taf. XLVI, Fig. 10–12) besitzt einen Stiel. Die Deckelplatte zeigt Perforationen durch die membranöse Dornen austreten. Die Röhre weist einen ausgeprägten Mediankiel und Querringe auf. Die Art ist auf den südlichen Atlantik beschränkt.

Etwas näher kommt der neuen Art die *Metalaeospira clansmani* Vine 1977, deren Operculum ebenfalls der Stiel fehlt (Vine 1977, S. 12, Fig. 2b, 5, 6a). Die Deckelplatte ist jedoch sehr dünn und nur schwach verkalkt sowie konkav eingesenkt. Die Röhre ist glatt und windet sich unregelmäßig. Die Art findet sich auf Rot-Braun-Algen in einer Wassertiefe von 10–30 m in warm-gemäßigten Gewässern an der Neuseeländischen Küste.

Die größte Übereinstimmung hinsichtlich der Operculumgestalt ergibt sich mit der *Metalaeospira tenuis* Knight-Jones aus SE-Australien (P. Knight-Jones 1973, S. 233, Fig. 1a–p). Diese Art hat wie die fossile Form ein konisches Operculum ohne Stiel. Doch ist diese Deckelplatte sehr dünnwandig. Die Röhre ist konvergent zu der von *M. pixelli* und zeichnet sich durch einen scharfen Mediankiel aus. Die Art findet sich an sublitoralen Riffen auf Rotalgen und marinen Angiospermen und ist wie alle rezenten *Metalaeospira*-Arten stenök.

Vorkommen: Ausschließlich in der Bohrung 430 und zwar in größeren Populationen vor allem im tieferen Teil der Schichtfolge.

Gattung: *Paralaeospira* Caullery & Mesnil 1897
Typ-Spezies: *Spirorbis (Paralaeospira) aggregata* Caullery & Mesnil 1897

Diagnose der Weichteile: siehe P. Knight-Jones & E. W. Knight-Jones (1977, S. 474)

Diagnose der Hartteile: Röhre meist links gewunden, häufig sehr unregelmäßig aufgerollt, überwiegend unskulptiert. Operculum variabel, mit oder ohne Stiel, häufig konisch. Brutpflege in der Röhre.

Geographische Verbreitung: Diese Gattung ist rezent ähnlich *Metalaeospira* in subantarktischen Gewäs-

sern verbreitet und findet sich in der Magellan-Straße, der Antarktis und südlichen Ozeanen, bei den Auckland-Inseln und Süd-Afrika. Eine Ausnahme bildet *P. malardi* CAULLERY & MESNIL, deren Verbreitung im NE-Atlantik liegt. Fossil ist die Gattung bislang nur aus den Bohrungen 433 A–C (Suiko Seamounts, NW-Pazifik) bekannt.

Stratigraphie: Paläozän bis rezent.

Paralaeospira clavaeformis n. sp.
Abb. 10a–g

Derivatio nominis: clavaeformis (lat.) = keulenförmig; bezogen auf die Operculumgestalt.

Locus typicus: Bohrung 433 B, Suiko Seamounts, DSDP Leg 55, NW-Pazifik

Stratum typicum: *Globorotalia pusilla pusilla* – Zone

Holotypus: BSP 1978 XX 16

Paratypoide: BSP 1978 XX 17, 18

Diagnose: Operculum mit keulenförmiger Deckelplatte und kurzem, schlanken Stiel, der meist nur schwach exzentrisch an der Deckelplatte ansetzt. Röhre rechts gewunden und glatt.

Material: 18 Opercula und 1877 Röhren, darunter 2 Exemplare mit Opercula in situ. Wie bereits erwähnt, gehört ein Teil der hier angeführten Röhren zur *Circeis paleocaenicum*.

Variationsbreite: Recht variabel sind die Opercula, deren Deckelplatte konisch bis keulenförmig oder bikonvex-linsenförmig mit allen Übergängen sein kann. Die Röhren sind sehr merkmalsarm und konvergent mit denen der *Circeis paleocaenicum*. Die Aufrollungsformen der Röhren sind sehr variabel. Es gibt weit genabelte, evolut aufgerollte Tuben und eng genabelte, konisch aufgewundene Formen mit fließenden Übergängen. Während die meisten Röhren völlig glatt sind, zeigen einige wenige Stücke mehrere angedeutete Längskiele. Unter den 1877 Röhren befanden sich auch 4 aberrante links gewundene Gehäuse. Maße der Opercula: Durchmesser: 0,31–0,51 mm, Gesamthöhe: 0,30–0,52 mm. Maße der Röhren: Röhrendurchmesser: 0,37–0,62 mm, Gesamtdurchmesser: 1,07–1,76 mm.

Substrat: Meist vermutlich auf Algen, selten auch auf Bryozoen und Muschelresten.

Differential-Diagnose: Die neue Art steht durch ihre Rechtswindung ziemlich isoliert in der Gattung *Paralaeospira*, trotzdem ergeben sich vor allem hinsichtlich der Operculumgestalt so viele Übereinstimmungen mit rezenten *Paralaeospira*-Arten, daß die Zuordnung zu dieser Gattung als gesichert gelten kann. Nahe Beziehungen bestehen vor allem zu folgenden Arten:

Paralaeospira claparedei CAULLERY & MESNIL (1897, S. 204, Taf. 8, Fig. 10) zeigt eine konische Operculumplatte, die an der Oberseite leicht konkav eingesenkt ist. Der Stiel bildet mit der Platte meist einen Winkel von unter 90°. Dort wo der Stiel an die Platte ansetzt, zeigt er eine

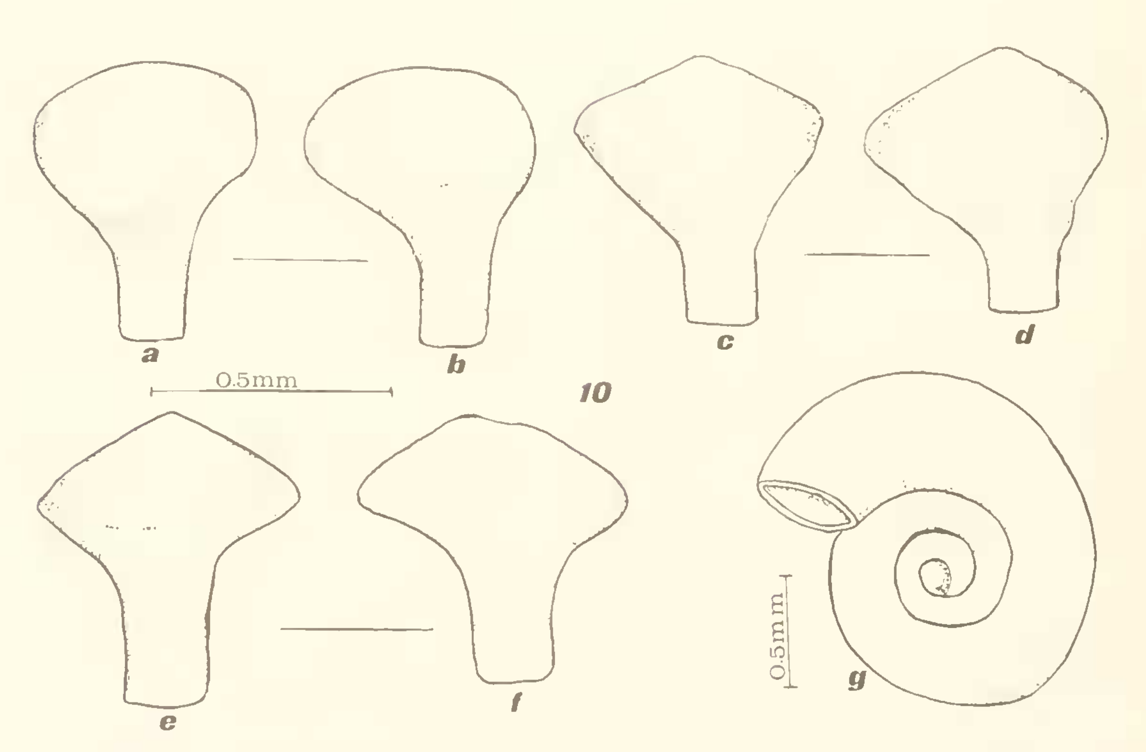


Abb. 10. *Paralaeospira clavaeformis* n. sp. a, b. Holotypus (BSP 1978 XX 16), (Operculum), c–f. verschiedene Varietäten des Operculums, g. Röhre

leichte Einschnürung. Die links gewundene Röhre ist glatt und weit genabelt. Die Art ist bislang nur aus der Magellan-Straße bekannt.

Paralaeospira malardi CAULLERY & MESNIL (1897, S. 205, Taf. 8, Fig. 11a, b) besitzt ebenfalls eine konische Operculumplatte mit konkaver oder flacher Oberseite. Stiel zentral gelegen. Die links gewundenen Röhren sind eng oder weit genabelt und zeigen ein oder mehrere Längskiele. Diese im NE-Atlantik verbreitete Art erweist sich als euryök und dringt in Strandtümpel und -seen vor.

Auch die Type-Spezies *Paralaeospira aggregata* CAULLERY & MESNIL (1897, S. 203, Taf. 8, Fig. 9a–c) zeigt eine konische Operculumplatte, deren Oberseite konkav eingesenkt ist. Die Außenseite der Deckelplatte weist jedoch radiale Längsfurchen und Warzen auf. Der zylindrische Stiel ist zentral gelegen und gerade. Die links gewundenen Röhren sind unregelmäßig aufgerollt und glatt. Diese Art ist bislang auf die Magellan-Straße beschränkt.

Eine weitere Art mit konischem Operculum ist die *Paralaeospira patagonicus* CAULLERY & MESNIL (1897, S. 205, Taf. 8, Fig. 12). Der Stiel bildet einen Winkel von unter 90° mit der Platte. Die links gewundenen Röhren sind meist konisch oder unregelmäßig aufgerollt. Das Röhrenende steht bisweilen korkenzieherartig gedreht ab. Die Schalenoberfläche zeigt Querringe und einen medianen Kiel. Die Verbreitung dieser Art reicht von der Magellan-Straße bis nach Südafrika.

Nur geringere Ähnlichkeit besteht mit den 3 anderen rezent bekannten Arten:

Paralaeospira monacanthus (AUGENER 1922) (vgl. VINE 1977, S. 17, Fig. 2d, 6e, 7) wird durch ein Operculum ohne Stiel charakterisiert. Die flache Kalkscheibe zeigt auf der Oberseite einen Stachel. Die links gewundene Röhre ist eng genabelt und glatt. Das bislang einzige Vorkommen dieser Art liegt bei den Auckland-Inseln.

Paralaeospira levinseni (CAULLERY & MESNIL 1897) (vgl. VINE 1977, S. 17, Fig. 2e, 6c, 8) besitzt ebenfalls eine scheibenförmige Operculumplatte, die einen konischen Vorsprung zeigt. Der Stiel ist nur sehr rudimentär ausgebildet. Die links gewundene Röhre ist häufig unregelmäßig aufgerollt und glatt. Das Röhrenende kann korkenzieherartig gedreht abstehen. Diese Art findet sich bei Neuseeland, Patagonien, Cape Denison (Antarktis), den South Orkneys, Chile und Cape Town (Süd-Afrika).

Bei *Paralaeospira parallela* VINE (1977, S. 20, Fig. 2f, 6d, 9) wird das Operculum von einer bikonvexen, linsenförmigen Kalkscheibe ohne Stiel abgeschlossen. Die Umgänge der links gewundenen Röhre legen sich zu einem konischen Gehäuse übereinander. Eng gewunden, dickschalig und glatt. Vorkommen: Auckland-Inseln und Cape Horn (Süd-Afrika).

Vorkommen: Bohrungen 433A–C

,,Gattung: *Bipygmaeus* REGENHARDT 1961"
Type-Spezies: *Serpula pygmaea* HAGENOW 1840

Diagnose: Röhre rechts oder links gewunden. In der Jugend zunächst planspiral aufgerollt, mit schwachem Mediankiel und leicht dreieckigem Querschnitt. Später legen sich mehrere Windungen zu einem kegel- oder zylinderförmigen Gehäuse übereinander. Das Röhrenende steht häufig als recht langer, korkenzieherartig gedrehter Teil ab und ist meist völlig glatt. Der Querschnitt ist in diesem Stadium rund. Röhrendurchmesser meist < 0,5 mm. Operculum unbekannt.

Bemerkungen: REGENHARDT (1961, S. 89) errichtete das Taxon *Bipygmaeus* als Untergattung von *Spirorbis* und begründet dieses Vorgehen mit der Kleinwüchsigkeit und der Gehäusewuchsform der von ihm hierher gerechneten Arten. Beiden Merkmalen kommt aus heutiger Sicht jedoch weder generischer noch subgenerischer Wert zu. Die *Janua (Dexiospira) quasiacuta* (vgl. S. 44) zeigt deutlich wie sehr die Gehäusewuchsform selbst innerhalb einer Art variieren kann. Eine Unterscheidung verschiedener Gattungen ist unter den Spirorbiden nur mit Hilfe der Opercula möglich. Meine Angabe (LOMMERZHEIM 1979, S. 172), daß das Operculum bei der Type-Spezies von *Bipygmaeus* beobachtet werden konnte, erwies sich im Laufe weiterer Präparation leider als Irrtum. Das fragliche Objekt wurde nun als ein in die Mündung geschwemmter Fremdkörper erkannt. Die Röhren der 2 bislang bekannten Arten (*B. pygmaeus* [HAGENOW 1840] und *B. cenomanicus* LOMMERZHEIM 1979) sind sehr merkmalsarm und es erscheint nunmehr fraglich, ob diesen Wuchsformen überhaupt ,,Artcharakter" zugebilligt werden kann. Recht ähnliche Gehäusewuchsformen finden sich als zufällige Varietäten rezent bei einer ganzen Anzahl verschiedener Gattungen (z. B. *Spirorbis*, *Circeis*, *Helicosiphon*, *Paralaeospira*). Am häufigsten finden sich diese Formen jedoch bei *Paralaeospira*. Mit dieser Gattung ergeben sich auch hinsichtlich der Ontogenese der Röhre, der geringen Skulptierung und der Größe die größten Übereinstimmungen. Wie weit diese Ähnlichkeiten auf zufällige Konvergenzen oder wirkliche verwandtschaftliche Beziehungen zurückzuführen sind, wird man erst entscheiden können, wenn auch von *Bipygmaeus* das Operculum bekannt ist.

Die oben geäußerte Kritik betrifft in gleichem Umfang auch das an Hand von Gehäusemerkmalen bislang nur unzureichend charakterisierte Taxon *Conorca* REGENHARDT (1961, S. 95).

Geographische Verbreitung: Es handelt sich um ausgesprochene Warmwasserbewohner, die in den entsprechenden Klimaperioden in Nord- und Mitteleuropa weit verbreitet sind. Außerdem in den Bohrungen 433A–C (Suiko Seamounts, NW-Pazifik).

Stratigraphie: Untercenoman bis Mittelpaläozän

,,*Bipygmaeus*" sp.
Abb. 11

Beschreibung: Röhre rechts gewunden. In der Jugend planspiral aufgerollt und mit abgerundet dreieckigem Querschnitt. Im Laufe der Ontogenese legt sich auf diese weit genabelte Anfangswindung meist ein weiterer, enger gewundener Umgang, so daß ein flach kegelförmiges Gehäuse entsteht. Beide Umgänge verschmelzen im Laufe des Wachstums so stark miteinander, daß sie von außen nicht mehr zu trennen sind. Das abstehende Röhrenende ist korkenzieherartig gedreht und nur relativ kurz. Schale glatt oder mit 1–2 angedeuteten Längskielen. Röhrenquerschnitt des abstehenden Teiles rund. Relativ dickschalig. Röhrendurchmesser: 0,41–0,70 mm, Gesamtdurchmesser der Anfangswindungen: 1,74 bis 2,69 mm.

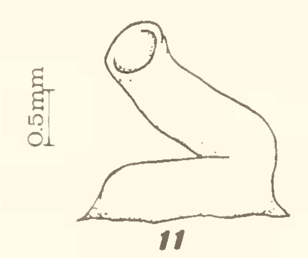


Abb. 11. *Bipygmaeus* sp., Röhre

Material: 78 Röhren

Substrat: Vermutlich Algen

Bemerkungen: Die oben beschriebenen Röhren sind sehr merkmalsarm und reichen zu keiner Charakterisierung einer Art aus. Derselbe Gehäusetyp findet sich auch bei vielen rezenten *Paralaeospira*-Arten. So werden sie z. B. von *P. aggregata* (vgl. Caullery & Mesnil 1897, S. 203), *P. levinseni* (vgl. Vine 1977, S. 17) und *P. monacanthus* (vgl. Vine 1977, S. 17) erwähnt. Daher scheint es möglich, daß es sich bei den hier als ,,*Bipygmaeus*" sp. beschriebenen Röhren lediglich um eine Gehäusevarietät der oben beschriebenen *P. clavaeformis* handelt. Allerdings liegen neben den bereits beschriebenen Opercula auch noch einige merkmalsarme Kalkscheibchen ohne Stiel vor, deren Funktion (juvenile, primäre oder sekundäre Opercula?) und taxonomische Stellung noch völlig ungeklärt ist. Sollten sie sich als zu ,,*Bipygmaeus*" sp. gehörig erweisen, so wäre die Abgrenzung einer eigenen Art gerechtfertigt. Doch wird man hier die Auffindung von Stücken mit Opercula in situ abwarten müssen.

Vorkommen: Verstreut in den Bohrungen 433 A–C.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

BAILEY, J. H. (1969a): Spirorbinae (Polychaeta: Serpulidae) from Chios (Aegean Sea). – Zool. Jour. Linn. Soc., **48:** 365–385; London.

— — (1969b): Methods of brood protection as a basis for the reclassification of the Spirorbinae (Serpulidae). – Zool. Jour. Linn. Soc., **48:** 387–407; London.

— — (1970): Spirorbinae (Polychaeta) of the West Indiens. – Stud. Fauna Cur. Carib. Isl., 32 (118): 58–81;

— — & HARRIS, M. P. (1968): Spirorbinae (Polychaeta, Serpulidae) of the Galapagos Islands. – Jour. Zool., **155:** 161–184; London.

— — & KNIGHT-JONES, P. (1977): Spirorbidae (Polychaeta) collected by R. V. ,,Vitjas" from abyssal depths of the Pacific Ocean. – Jour. Zool., **181:** 315–321; London.

CAULLERY, M. & MESNIL, F. (1897): Etudes sur la morphologie comparée et la phylogenie des espèces chez les spirorbes. – Bull. scientif. France Belgique, 30 (4): 185–233; Paris.

CHENU, J. C. (1843): Illustrations Conchyliologiques **1.** – Paris.

CUPEDO, F. (1980a): De opercula van *Hamulus sexcarinatus* Goldfuss (Polychaeta Sedentaria, Serpulidae) uit het Boven-Krijt van Zuid-Limburg. – Public. Naturhist. Gen., (1979), **29** (2): 1–4; Limburg.

— — (1980b): De opercula van *Sclerostyla mellevillei* (NIJST et le HON), ,,*Serpula*" *instabilis* (WRIGLEY) en ,,*Ditrupa*" *Mosae* (BRONN), en hun betekenis voor de systematiek van deze soorten. – Public. Natuurhist. Gen., (1979), 29 (3): 1–19; Limburg.

DEW, B. (1959): Serpulidae (Polychaeta) from Australia. – Rec. Austral. Mus., **25** (2): 19–56; Sydney.

EICHLER, W. (1978): Kritische Einwände gegen die Hennigsche kladistische Systematik. – Biol. Rdsch., **16:** 175–185; Jena.

EMERY, K. O. & STEVENSON, R. E. (1957): Estuaries and lagoons, in: HEDGPETZ, J. W. ed.: Treatise on marine ecology and paleoecology. I. Ecology. – Geol. Soc. Am. Mem., **67:** 673–730; Boulder.

FLEMING, C. A. (1972): A preliminary list of New Zealand fossil Polychaetes. – N. Z. Jour. Geol. Geophy., **14** (4): 742–756; Wellington.

GEE, J. M. (1965): Chemical stimulation of settlement in larvae of *Spirorbis rupestris*. – Anim. Behav., **13:** 181–186; London.

— — & KNIGHT-JONES, E. W. (1962): The morphology and larval behaviour of a new species of *Spirorbis* (Serpulidae). – Jour. mar. biol. Ass. U. K., **42:** 641–654; Cambridge.

GOLDFUSS, A. (1826–33): Petrefacta Germaniae. – 252 S., Düsseldorf.

HAGENOW, F. v. (1840): Monographie der Rügen'schen Kreide-Versteinerungen. II. Abteilung: Radiarien und Annulaten. – N. Jb. Miner. etc., 631–672; Stuttgart.

HAGN, H., BUTT, H. & MALZ, H. (1980): Paleocene shallow water facies at Emperor Seamounts: DSDP Leg 55, NW Pazifik. – Initial Rep. DSDP, Vol. LV, 327–347; Washington.

HARTMAN, O. (1966): Polychaeta Myzostimidae and Sedentaria of Antarctica. – Antarctic Res. Ser., **7:** 1–158; Washington.

HARRIS, T. (1969): *Spirorbis* species (Polychaeta: Serpulidae) from the South Atlantic. – Discovery Rep., **35:** 135–178; Cambridge.

HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Berlin.

HOVE, H. A. TEN (1970): Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean I. The genus *Spirobranchus*. – Stud. Fauna Cur. Carib. Isl., **32** (117): 1–57; The Hague.

— — (1973): Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean. II. The genus *Sclerostyla*. – Stud. Fauna Cur. Carib. Isl., **34:** 1–21; The Hague.

— — (1975): Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean. III. The genus *Pseudovermilia* (including species from other regions) – Stud. Fauna Cur. Carib. Isl., **47:** 46–101; The Hague.

— — (1979): Different causes of mass occurence in serpulids. – Syst. Ass. spez. Vol., 11, 281–298, London and New York.

KINNE, O. (1963–64): The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. – Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., **1:** 301–340 & **2:** 281–339; London.

KNIGHT-JONES, E. W. (1951): Gregariousness and some other aspects of the setting behaviour of *Spirorbis*. – Jour. Mar. Biol. Ass. U. K., 30: 201–222; Cambridge.

— — BAILEY, J. H. & ISAAC, M. J. (1971): Choice of algae by larvae of *Spirorbis*, particularly of *Spirorbis spirorbis*, in: Fourth European Marine Biology Symposium, (J. D. CRISP, ed.), Cambridge University Press: 89–104; Cambridge.

— — KNIGHT-JONES, P. & BREGAZZI, P. K. (1973): *Helicosiphon biscoeensis* GRAVIER and its relationship with other Spirorbinae. – Zool. J. Linn., Soc., **52:** 9–21; London.

— — & LLEWELLYN, L. C. (1974): Spirorbinae from southeastern Australia. Notes on taxonomy, ecology and distribution. – Rec. Austr. Mus., **29:** 107–151; Sydney.

— — & AL-OGILY, S. M. (1975): Ecological isolation in Spirorbidae. – Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp. Oban (H. BARNES, ed.), 539–561, University Press, Aberdeen.

— — & MOYSE, J. (1961): Infraspecific competition in sedentary marine animals. – Symp. Soc. exp. Biol., **15:** 72–95;

KNIGHT-JONES, P. (1972): New species and a new subgenus of Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from Kenya. – Jour. Zool. **166:** 1–18; London.

— — (1973): Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from southeastern Australia. A new genus and seven new species. – Bull. Brit. Mus. nat. Hist., **24:** 230–259; London.

— — (1978): New Spirorbidae (Polychaeta: Sedentaria) from the east Pacific, Atlantic, Indian and Southern Oceans. – Zool. Jour. Linn. Soc., **64:** 201–240; London.

— — & FORDY, M. R. (1979): Setal structure, functions and interrelationships in Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria). – Zool. Scripta., **8:** 119–138; Stockholm.

— — & KNIGHT-JONES, E. W. (1974): Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from southern Africa, including three new species. – Mar. Biol., **25:** 253–261; Berlin und Heidelberg.

— — & – (1977): Taxonomy and ecology of British Spirorbidae (Polychaeta). – Jour. mar. biol. Ass. U. K., **57:** 453–499; Cambridge.

— — , — & DALES, R. P. (1979): Spirorbidae from Alaska to Panama. – Jour. Zool., **189:** 419–458; London.

— — , — & KAWAHARA, T. (1975): A review of the genus *Janua*, including *Dexiospira* (Polychaeta: Spirorbinae). – Zool. Jour. Linn. Soc., **56:** 91–129; London.

— — , — & WALKER, A. J. M. (1972): Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) on Limpets from the South Orkney Islands. – Brit. Antarct. Surv. Bull., **31:** 33–40; Cambridge.

LOMMERZHEIM, A. (1979): Monographische Bearbeitung der Serpulidae (Polychaeta sedentaria) aus dem Cenoman (Oberkreide) am Südwestrand des Münsterländer Bekkens. – Decheniana, **132:** 110–195; Bonn.

MALZ, H. (1981): Paläozäne Ostracoden von den Emperor Seamounts, NW-Pazifik. – Zitteliana, **7:** 3–29; München.

MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. – Cambridge/Mass.

— — (1969): Principles of systematic zoology. – New York.

NIELSEN, K. B. (1931): Serpulidae from the Senonian and Danian Deposits of Denmark. – Medd. Dansk. Geol. Foren., 8: 71–113; Kopenhagen.

ODUM, H. (1926): Studier over Daniet i Jylland og paa Fyn. – Danm. Geol. Unders., II. R. 45: 306 S.; Kopenhagen.

PILLAI, T. G. (1970): Studies on a collection of spirorbids from Ceylon, together with a critical review and revision of spirorbid systematics, and an account of their phylogeny and zoogeography. – Ceyl. Jour. Sci. Biol. Sci., 8 (2): 100–172; Colombo.

POTSWALD, H. E. (1965): Reproductive biology and development of *Spirorbis* (Serpulidae, Polychaeta). – Ph. D. Thesis, University of Washington (siehe ebenso: Abstr. 26, 1238); Washington.

REGENHARDT, H. (1961): Serpulidae (Polychaeta sedentaria) aus der Kreide Mitteleuropas, ihre ökologische, taxonomische und stratigraphische Bedeutung. – Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, 20: 5–115; Hamburg.

RELINI, G. & BIANCHI, C. (1978): Osservazioni sull'ecologia e sulla distribuzione dei serpulidi (Annelida, Polychaeta) nella laguna di Orbetello. – Boll. Zool., 45: 419–422; Padva.

RIOJA, E. (1931): Estudio de los Poliquetos de la Peninsula Ibérica. – Mem. Ac. Cienc. ex. fis. nat. Madrid, Ser. Cien. nat., 2: 1–471, 151 Taf.; Madrid.

ROVERETO, G. (1898): Serpulidae del Terziario e del Quaternaria in Italia. – Palaeontogr. Ital., 4: 47–91; Pisa.

— — (1904): Studi monografici sugli annelidi fossili. – Palaeontogr. Ital., 10: 1–79; Pisa.

SCHMIDT, W. J. (1951): Neue Serpulidae aus dem tertiären Wiener Becken. – Annal. Naturhist. Mus. Wien, 58:, Wien.

— — (1955): Die tertiären Würmer Österreichs. – Denkschr. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. (7)., 109: 1–121; Wien.

SEWERTZOFF, A. N. (1931): Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. – Jena.

SIMPSON, G. G. (1961): Principles of animal taxonomy. – New York.

VINE, P. J. (1972a): Spirorbinae (Polychaeta: Sedentaria) from the Red Sea including descriptions of a new genus and four new species. – Zool. Jour. Linn. Soc., 51: 177–201; London.

— — (1972b): Spirorbinae (Polychaeta: Serpulidae) of the Hawaiian Chain, 1. New Species. – Pac. Sci., 26 (2): 140–149; Honolulu.

— — (1977): The marine fauna of New Zealand: Spirorbinae (Polychaeta: Serpulidae). – Mem. N. Z. oceanogr. Inst., 68: 1–66; Wellington.

— —, BAILEY-BROCK, J. H. & STRAUGHAN, D. (1972): Spirorbinae (Polychaeta: Serpulidae) of the Hawaiian chain, Part II. – Pac. Sci., 26 (2): 150–182; Honululu.

WIENS, H. J. (1962): Atoll environment and ecology. – New Haven and London (University Press).

WILLIAMS, G. B. (1964): The effect of extracts of *Fucus serratus* in promoting the settlement of larvae of *Spirorbis borealis*. – Jour. mar. biol. Ass. U. K., 44: 397–414; Cambridge.

ZIBROWIUS, H. (1968): Etude morphologique, systématique et écologique des Serpulidae (Annelida Polychaeta) de la région de Marseille. – Rec. Trav. St. Mar. End. Bull., 43 (59); 81–252; Marseille.

— — (1970a): Serpulidae (Annelida Polychaeta) des campagnes du „Skagerak" (1946) et du „Faial" (1957) au large du Portugal. – Bolm. Soc. Portug. Ciênc. Nat. (2a), 12: 117–131; Lisabon.

— — (1970b): Contribution à l'étude des Serpulidae (Polychaeta Sedentaria) du Brésil. – Bolm. Inst. oceanogr., 19, Fasc. único: 1–32; Sao Paulo.

— — (1971): Les espèces méditerranéennes du genre *Hydroides* (Polychaeta Serpulidae). Remarques sur le pretendu polymorphisme de *Hydroides uncinata*. – Téthys, 2 (3), 1970: 691–745; Marseille.

— — (1972a): Mise au point sur les espèces Méditerranéennes de Serpulidae (Annelida, Polychaeta) decrites par Stefano dell CHIAJE (1822–1829, 1841–1844) et Oronzio Gabriele COSTA (1861). – Téthys, 4 (1): 113–126; Marseille.

— — (1972b): Une espèce actuelle du genre *Neomicrorbis* ROVERETO (Polychaeta, Serpulidae) découverte dans l'étage bathyal aux Acores. – Bull. Mus. Hist. nat., (3 no. 33) Zool. 33: 423–430; Paris.

— — (1973): Serpulidae (Annelida, Polychaeta) des côtes ouest de l'afrique et des archipels voisins. – Ann. Mus. Afr. Centr., Zool., 207: 93 S.; Tervuren.

— — (1979): *Vitreotubus digeronimoi* n. g. n. sp. (Polychaeta Serpulidae) du Pléistocène inférieur de la Sicile et de l'etage bathyal des Acores et de l'ocean Indien. – Téthys, 9 (2): 183–190; Marseille.